

PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

ESCUELA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

**Composición de bandadas mixtas de sotobosque en 25 ha del Parque
Nacional Yasuní, Amazonía Ecuatoriana y la influencia del canto de
Thamnomanes ardesiacus (Thamnophilidae) en su cohesión**

**Disertación previa a la obtención del título de Licenciada
en Ciencias Biológicas**

MARÍA ISABEL OJEDA GARCIA

Quito, 2011

CERTIFICO

Certifico que la disertación de Licenciatura en Ciencias Biológicas del estudiante M. Isabel Ojeda García, titulada “Composición de bandadas mixtas de sotobosque en 25 ha del Parque Nacional Yasuní, Amazonía Ecuatoriana y la influencia del canto de *Thamnomanes ardesiacus* (Thamnophilidae) en su cohesión” ha sido concluida de conformidad con las normas establecidas; por lo tanto, puede ser presentada para la calificación correspondiente.

Dr. Tjitte de Vries

Director de la disertación

Noviembre, 2011

Este trabajo lo dedico a Dios,
A mi madre y padre por todo su amor y apoyo,
A mis hermanos los regalos más hermosos.

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a mis padres, Luis y Amada, quienes han sido pilares fundamentales a lo largo de mi vida. Gracias papi por enseñarme a tener pasión por la carrera y ser constante hasta terminar. Gracias mami por toda la fortaleza, ánimo, oraciones y tu amor durante toda mi vida.

La realización de este trabajo fue posible gracias al financiamiento recibido por parte de Repsol-YPF y de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador, la cual a través del fondo de investigación financió el proyecto de “Comunidades de Aves en una parcela de 100 ha en el Parque Nacional Yasuní”.

Agradezco al Dr. Tjitte de Vries director de este proyecto por su apoyo y guía durante la realización de esta investigación. Al Ing. Julio Sánchez Otero por su valiosa ayuda y dirección en la parte estadística. Al Dr. Santiago Ron por su importante ayuda con los programas y equipo necesario para la realización de este trabajo.

De igual forma quiero agradecer a la Estación Científica Yasuní en la persona de su Director Científico, Pablo Jarrín, a su Director Administrativo David Lasso y a Karla Rivadeneira por permitirme el uso de sus instalaciones. A Wilson Loor, Anelio Loor, Pablo Alvia, Milton Zambrano y a todo el personal administrativo de la estación.

A mis asistentes de campo: Alejandro Saa, Héctor Cadena, y a los estudiantes del curso de Técnicas de campo, gracias por su ayuda valiosa.

A mis amigos y compañeros de trabajo, quienes me ayudaron en la realización de este trabajo: Marcelo Tobar, María José Erazo, Andrés Iglesias, Silvia Cevallos, Diego Alarcón, Ana Salgado, Liliana Jaramillo, Daphne Armas, Estefy Villota, Verónica Sáenz, Diana Pazmiño, Diego Ortiz.

En Proverbios 7:7 dice: “Amigo es como un hermano en tiempo de angustia” quiero agradecer a Marlon Herrera, Faride y Nicolás Gómez, Diana Jácome, Elizabeth

Campaña, Andrea y Diana Tello, Juliana, Irina e Irma Simbaña, Daniela Baquero, por sus oraciones, palabras y ánimo durante todo este tiempo.

TABLA DE CONTENIDOS

AGRADECIMIENTOS

	v
1. RESUMEN	1
2. ABSTRACT	3
3. INTRODUCCIÓN	5
3.1. AMAZONÍA ECUATORIANA-YASUNÍ Y SU RIQUEZA	5
3.2. ECOLOGIA DE LAS BANDADAS MIXTAS DE SOTOBOSQUE (BMS)	7
3.2.1. ¿QUÉ ES UNA BANDADA MIXTA?	7
3.2.2. COMPOSICIÓN DE LAS BMS	8
3.2.3. CLASIFICIÓN DE LOS INTEGRANTES DE LAS BMS	9
3.2.4. VOCALIZACIONES	11
3.3. JUSTIFICACIÓN	13
3.4. OBJETIVOS	14
3.4.1. GENERAL	14
3.4.2. ESPECÍFICOS	14
4. MATERIALES Y MÉTODOS	15
4.1 LUGAR DE ESTUDIO	15
4.2 PROCEDIMIENTO DE OBSERVACIÓN	17
4.3 GRABACIÓN Y ANÁLISIS DE CANTOS	22
5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	25
5.1.COMPOSICIÓN, ESTRUCTURA Y TERRITORIO DE BANDADAS MIXTAS DE SOTOBOSQUE EN 25 HA	25

5.1.1 ANÁLISIS ESTADÍSTICO	30
5.2. DINÁMICA DE LAS BANDADAS MIXTAS DE SOTOBOSQUE DEL YASUNÍ	33
5.3. DESCRIPCIÓN DE <i>Thamnomanes ardesiacus</i>	36
5.4. ROL DE <i>Thamnomanes ardesiacus</i>	38
5.5. VOCALIZACIONES Y COMPORTAMIENTO DE <i>Thamnomanes ardesiacus</i>	38
5.5.1. CANTO DE FORMACIÓN Y ENSAMBLAJE (C1)	39
5.5.2. CANTO DE COHESIÓN (C2)	40
5.5.3. CANTO DE ALARMA (C3)	41
5.5.4. CANTO DE FORRAJEEO (C4)	43
5.6. RIQUEZA DE BANDADAS MIXTAS DE SOTOBOSQUE EN 100 HA	45
5.7. OBSERVACIONES ADICIONALES	47
5.7.1. OBSERVACIÓN DE UN NIDO	47
5.7.2. PRESENCIA DE LA ARDILLA <i>Microsciurus flaviventer</i>	50
6. CONCLUSIONES	52
7. RECOMENDACIONES	52
8. LITERATURA CITADA	53
9. FIGURAS	60
10. TABLAS	78
11. ANEXOS	93

LISTA DE FIGURAS

1. Ubicación del Parque Nacional Yasuní en el mapa de regiones biogeográficas del Ecuador	61
2. Mapa de distribución y territorios de las 4 bandadas mixtas de sotobosque identificadas en esta investigación, en la parcela de 25 ha, ubicada en el km 8 1/2 vía NPF-Tivacuno, Parque Nacional Yasuní	62
3. Rutas de desplazamiento de la bandada mixta 1 (M)	63
4. Rutas de desplazamiento de la bandada mixta 2 (N)	64
5. Rutas de desplazamiento de las bandadas mixtas 3 (O) y 4 (P)	65
6. Tipos de hábitats encontrados en la parcela de 25 ha. Bosque colinado, tierra firme	66
7. Tipos de hábitats encontrados en la parcela de 25 ha. Bosque temporalmente inundable o várzea	66
8. Tipos de hábitats encontrados en la parcela de 25 ha. Lianeros	67
9. Tipos de hábitats encontrados en la parcela de 25 ha. Pantano	67
10. Escalamiento Multidimensional No-Métrico (NMDS), relaciona las especies participantes y los hábitats que ocupan	68
11. Sub líder de bandas mixtas de sotobosque, <i>Thamnomanes ardesiacus</i> (♂)	69
12. Sub líder de bandas mixtas de sotobosque, <i>Thamnomanes ardesiacus</i> (♀)	69
13. Especie Núcleo de bandadas mixtas de sotobosque, <i>Henicorhina leucosticta</i>	70
14. Especie Núcleo de bandadas mixtas de sotobosque, <i>Glyphorhynchus spirurus</i>	70
15. Especie Núcleo de bandadas mixtas de sotobosque, <i>Xiphorhynchus guttatus</i>	71
16. Especie Núcleo de bandadas mixtas de sotobosque, <i>Myrmotherula longipenis</i> (♂)	71

17. Análisis de Componentes Principales (PCA) para diferenciar los cuatro cantos de <i>Thamnomanes ardesiacus</i>	72
18. ANOVA de un factor donde se analiza el número de notas por los seis tipos de canto de <i>Thamnomanes ardesiacus</i>	73
19. Esquema explicativo de un espectrograma	74
20. Espectrograma del canto de cohesión de <i>Thamnomanes ardesiacus</i>	74
21. Espectrograma del canto de forrajeo de <i>Thamnomanes ardesiacus</i>	75
22. Espectrograma del canto de alarma de <i>Thamnomanes ardesiacus</i>	75
23. Gavilán, <i>Leucopternis albicollis</i>	76
24. Mapa de distribución y territorios de las 15 bandadas mixtas de sotobosque registradas en una parcela de 100 ha, ubicada en el km 9, vía NPF-Tivacuno, Parque Nacional Yasuní	77

LISTA DE TABLAS

1. Composición de las bandadas mixtas de sotobosque en 25 ha	79
2. Categoría y número de especies presentes en cada bandada mixta en 25 ha	82
3. Matriz de similitud de Jaccard	83
4. Cantos de <i>Thamnomanes ardesiacus</i> y algunos cantos de <i>T. caesius</i>	84
5. Descripción de los comportamientos asociados a los cantos de <i>Thamnomanes ardesiacus</i>	85
6. Composición de las bandadas mixtas de sotobosque en 100 ha	86
7. Lista de especies núcleo que componen las 15 bandadas mixtas de sotobosque del Yasuní en 100 Ha	92

LISTA DE ANEXOS

1. Registro del tiempo promedio de observación de las especies presentes en cada censo y categorías de las especies en las bandadas mixtas en 25 ha	93
2. Análisis estadístico SIMPER de comparación de la composición de especies por bandada en 25 ha	97
3. Especie Seguidora de bandadas mixtas de sotobosque, <i>Pygiptila stellaris</i> , (♂)	101
4. Especie Seguidora de bandadas mixtas de sotobosque, <i>Hylophylax poecilinota</i> (♂)	101
5. Especie Seguidora de bandadas mixtas de sotobosque, <i>Hylophylax poecilinota</i> (♀)	102
6. Especie Seguidora de bandadas mixtas de sotobosque, <i>Myrmoborus myotherinus</i> (♂)	102
7. Especie Seguidora de bandadas mixtas de sotobosque, <i>Myrmoborus myotherinus</i> (♀)	103
8. Especie Ocasional de bandadas mixtas de sotobosque, <i>Dixiphia pipra</i> (♂)	103
9. Especie Ocasional de bandadas mixtas de sotobosque, <i>Dixiphia pipra</i> (♀)	104
10. Especie Ocasional de bandadas mixtas de sotobosque, <i>Lepidothrix coronata</i> (♂)	104
11. Especie Ocasional de bandadas mixtas de sotobosque, <i>Lepidothrix coronata</i> (♀)	105
12. Análisis de Componentes Principales (PCA) para diferenciar los cantos de <i>Thamnomanes ardesiacus</i>	106
13. ANOVA de un factor del número de notas por el tipo de canto	107
14. Ubicación del nido de <i>Myrmotherua erythrura</i>	108
15. Nido de <i>Myrmotherua erythrura</i>	108
16. Hembra de <i>Myrmotherua erythrura</i> , empollando	109
17. Macho de <i>Myrmotherua erythrura</i> , mirando en dirección del nido, con un díptero en el pico	109
18. Macho de <i>Myrmotherula erythrura</i> , alimentando a la hembra que está empollando en el nido	110
19. Especie de ardilla (<i>Microsciurus flaviventer</i>), se la observa continuamente en los sitios de forrajeo de bandadas mixtas de sotobosque	110

1. RESUMEN

Se realizó siete salidas de campo, en períodos de 20 a 25 días cada una, durante febrero y julio 2007, enero y julio 2008, enero y junio 2009 y junio 2010. El área de estudio es una parcela de 25 ha, ubicada dentro del Parque Nacional Yasuní, localizada en el kilómetro 8 1/2 de la carretera que va hacia el puente Tivacuno número 2; a dos kilómetros al este de la Estación Científica Yasuní (ECY), perteneciente a la PUCE. Las 25 ha forman parte de una parcela de 100 ha.

Siguiendo los lineamientos de English (1998) se abrieron senderos cada 100 metros distribuidos en sentido Norte a Sur identificados como (500, 600, 700, 800, 900 y 1000) y en dirección Este a Oeste (F', E', D', C', B' y la línea A del cuadrante contiguo), de esta manera se formó una cuadrícula interna por la cual se realizaron los censos. El esfuerzo de muestreo fue de 8 horas diarias, durante 20 días, de 6h00 a 12h00 en la mañana y de 14h00 a 16h00 en la tarde, en cada salida de campo. En total se invirtió 540 horas de observación directa y recorridos por los transectos, durante los cuales se pudo identificar cuatro bandadas mixtas de sotobosque (M, N, O, L), con un total de 109 especies de aves. Con los análisis NMDS, SIMPER y el índice de JACCARD se evaluó la composición de especies de aves que participan en cada bandada mixta con el hábitat que ocupan en la parcela. Se observó que las bandadas mixtas de sotobosque (M, N, L) que ocupan hábitats de Bosque de Tierra Firme y Varzea tienen mayor riqueza de especies ($\bar{x} = 58$), comparada con la bandada que ocupa un hábitat de Pantano O ($\bar{x} = 32$).

Se determinó la influencia de *Thamnomanes ardesiacus* en las bandadas mixtas de sotobosque en el Yasuní, grabando sus cantos y analizando los comportamientos asociados a estos, en las cuatro bandadas mixtas de sotobosque (BMS). Con los análisis PCA, ANOVA de Un Factor y la prueba de significación de Tukey se diferenció cuatro tipos de

cantos: C1, de Formación y Ensamblaje, lo realiza sólo al amanecer y permite la asociación de otros integrantes a la bandada; C2, de Cohesión, lo realiza durante los desplazamientos de un sitio de forrajeo a otro; C3, de Alarma, lo realiza sólo frente a una alerta de peligro o en enfrentamientos de territorialidad; C4, de Forrajeo, lo realiza mientras forrajea.

Además se realizó un compendio de las investigaciones realizadas desde el 2003 relacionadas con bandadas mixtas en el sotobosque y se encontró que en la parcela de 100 ha hay 143 especies que se participan en 15 bandadas mixtas.

Palabras clave: Bandadas mixtas, cantos, riqueza, *Thamnomanes ardesiacus*, Yasuní.

2. ABSTRACT

Field research was conducted in periods of 20-25 days each, during February and July 2007, January and July 2008, January and June 2009 and June 2010. The study area is a plot of 25 ha, located within the Yasuni National Park, located at kilometer 8 1 / 2 of the road to the bridge Tivacuno number 2, a mile east of the Yasuni Research Station (ECY), belonging to the PUCE. The 25 hectares is part of a plot of 100 ha.

Following the guidelines of English (1998) opened paths distributed every 100 meters north-south direction identified as 500, 600, 700, 800, 900 and 1000 and east-west direction identified as F ', E', D ', C ', B' and the adjacent quadrant line A, thus formed an internal grid which conducted the census. Sampling effort was 8 hours a day for 20 days, from 6h00 to 12h00 in the morning and 14h00 to 16h00 in the afternoon, each field research. In total, has invested 540 hours of direct observation and transects walks, during which they could identify four understory mixed flocks identified as M, N, O, L and total 109 species of birds. With the NMDS analyses, SIMPER and Jaccard index was assessed bird species composition involved in each mixed flock with habitat they occupy in the plot. Was observed that understory mixed flocks (M, N, L) with habitats in tierra firme forest and varzea had greater species richness ($\bar{x} = 58$) than those occupying swamp habitat O ($\bar{x} = 32$).

We determined the influence of *Thamnomanes ardesiacus* in the understory mixed flocks in Yasuní, recording their songs and analyzing the behaviors associates with these, in four understory mixed flocks. With the PCA analysis, one- way ANOVA and Tukey test of significance is differentiated four types of songs: C1, Training and Assembly, is done only at dawn and allows the association of other members of the flock. C2, Cohesion, is done

during the displacement of a foraging site to another. C3, Alarm, is done only against a warning of danger or territorial clashes. C4, Foraging, is done while foraging.

We also carried out a compendium of research conducted since 2003 related to mixed flocks in the understory and found that the plot of 100 ha there are 143 species that are involved in 15 mixed flocks.

Keywords: mixed flocks, song, *Thamnomanes ardesiacus*, wealth, Yasuní

3. INTRODUCCIÓN

3.1 AMAZONÍA ECUATORIANA-YASUNÍ Y SU RIQUEZA

El Parque Nacional Yasuní abarca 1.6 millones de hectáreas, con el territorio Waorani y las zonas aledañas, formando La Amazonía Ecuatoriana: considerada uno de los ecosistemas más diversos de la tierra (Albuja *et al.*, 2011) (Figura 1).

El PNY fue declarado por la UNESCO “Reserva de Biosfera y Patrimonio de la Humanidad” en 1989, con el propósito de preservar su enorme riqueza biológica. Comprende 982.000 ha siendo el área protegida más grande del Ecuador. Se encuentra ubicado en la provincia de Orellana y Pastaza, a una altura de 300 a 350 msnm. La precipitación media anual está entre 2000 y 4000 mm y la temperatura promedio es de 25,3 °C (Cañadas, 1983; Campos, 1998; Tobar, 2006). Los meses de abril a junio generalmente son los más lluviosos y los meses menos húmedos son los que van de octubre a diciembre (Albuja *et al.*, 2011; Ministerio del Ambiente, 2004).

Cañadas (1983), describe al Parque Nacional Yasuní como un bosque primario a través de las siguientes zonas de vida: Bosque Húmedo Tropical y Muy Húmedo Tropical, donde se diferencian tres tipos de vegetación: a) Tierra firme o no inundable, localizado en la parte alta sobre las colinas; b) Bosque estacionalmente inundado por aguas blancas o várzea y c) bosque estacionalmente inundado por aguas negras o igapó (Ministerio del Ambiente, 2004). Sierra (1999) y Ron (2001-2011) indican un cuarto tipo de vegetación llamado el

moretal, es un tipo de bosque que se compone de pantanos permanentemente cubiertos de agua y la vegetación dominante es la palma “morete” (*Mauritia flexuosa*).

El Parque se ubica entre las cuencas de los ríos Tiputini, Yasuní, Nashiño, Cononaco y Curaray; tributarios del Río Napo. Al norte se encuentra un área de amortiguamiento y de transición ocupada por los territorios Kichwas del Río Napo. En el occidente por el área definida por la vía Auca y la Reserva Étnica Huaorani, y en el sur por los asentamientos Kichwas del Río Curaray. Dos tercios del área de la Reserva se encuentran en dos cantones de la Provincia de Orellana, el cantón Orellana y Aguarico. La tercera parte del parque, al sur del área, en el cantón Arajuno de la Provincia de Pastaza y al este el Parque limita con el Perú (Albuja *et al.*, 2011; Ministerio del Ambiente, 2004) (Figura 1).

En cuanto a la riqueza de especies de aves, Sudamérica alberga más de un tercio de la avifauna del mundo, y esta diversidad alcanza su mayor expresión en el Ecuador (Albuja, 2011), donde hay 1.595 especies de aves que representan el 17 % del total, a nivel mundial (Ridgely y Greenfield, 2006; Buitrón, 2005).

De las 1.600 especies de aves aproximadamente presentes en el Ecuador, 694 están en el PNY (Ridgely y Greenfield, 1998). En esta investigación hablaremos de la familia de aves mejor representada en estos bosques, los *Thamnophilidae*, entre otras. Esta familia de insectívoros se distribuye también en los bosques de la Amazonía de Colombia, Perú, Guyana, Venezuela y Brasil (Ridgely y Tudor, 2009). La mayoría de especies de aves de esta familia son afines a la formación de complejos sistemas de asociaciones interespecíficos conocidos como bandadas mixtas de sotobosque; las cuales son el centro de esta investigación.

3.2 ECOLOGIA DE LAS BANDADAS MIXTAS DE INSECTÍVOROS DE SOTOBOSQUE (BMS)

3.2.1 ¿QUÉ ES UNA BANDADA MIXTA?

Las bandadas mixtas de aves son un fenómeno común en todos los biomas, pero las del neotrópico son las más complejas por tener mayor grado de organización y cohesión. La cohesión está basada en un mecanismo interno de respuestas de un miembro de una especie a otro de otra especie para mantenerse asociados, por señales interespecíficas (Munn, 1985; Powell, 1985; Munn y Terborgh, 1979; Buitrón, 2005; Greenberg, 1990; Hino, 2002; Gaddis, 1980).

Se las define como un grupo de dos o más especies que forrajea juntas, y que sus individuos mantienen la cohesión del grupo (Hutton, 1986; Powell, 1985).

Se han propuesto dos hipótesis para explicar este tipo de asociaciones mixtas de aves: Hipótesis de evasión de depredadores, planteada por Powell (1985). Esta, está aceptada como la principal ventaja de las bandadas neotropicales (Munn y Terborgh, 1979; Wiley, 1980; English, 1998; Ragusa-Netto, 2000; Buitrón, 2005; Tobar, 2006; Erazo, 2010). La segunda hipótesis propuesta por Morse (1977, 1980) explica que las bandadas mixtas ocurren como una estrategia para mejorar la eficiencia en el forrajeo, aumentando la posibilidad de que un integrante de la bandada capture la mayor cantidad de presas por unidad de tiempo que si lo hiciera separado del grupo (Krebs y Davies, 1981; Cody, 1971; Hamilton, 1971). Como consecuencia, el esfuerzo individual se reduce, aumenta el forrajeo y disminuye la probabilidad de ser atacados (Ragusa-Netto, 2000; Sullivan, 1984).

Los insectívoros poseen alta especificidad de hábitat y baja movilidad hacia el dosel o hacia un territorio nuevo (Erazo, 2010; Iglesias, 2006; Buitrón, 2005; Morton, 1998). Están confinados a vivir al interior de bosque que otras aves. No compiten entre ellas por los recursos ya que estas aves han desarrollado estrategias, métodos y sitios de forrajeo propios de cada especie para evitar la competencia interespecífica (Idrobo y Gallo, 2003), esto está más explícito en los trabajos de Buitrón (2005) y Tobar (2006).

3.2.2 COMPOSICIÓN DE LAS BANDADAS MIXTAS DE SOTOBOSQUE

Las Bandadas Mixtas de aves de sotobosque son grupos móviles formados por parejas de muchas especies, las cuales llegan en ocasiones a más de cincuenta (English 1998; Munn, 1985). En estas asociaciones cohabitan especies de insectívoros mayormente de la familia *Thamnophilidae* y en menor proporción de las familias *Furnariidae*, *Dendrocolaptidae*, *Troglodytidae*, *Troglodytidae* entre otras. Se desplazan diariamente por el bosque, siguiendo un territorio fijo y bien determinado en busca de alimento (Wiley, 1980). Al desplazarse en grupo por el sotobosque ahuyentan gran cantidad de pequeños insectos, los que sirven de alimento para todos. Además las bandadas están compuestas por dos especies de *Thamnomanes* (*Thamnomanes ardesiacus* y *Thamnomanes caesi*) que Powell en 1974 las denominó centinelas por que se encargan de emitir vocalizaciones de alerta frente a un posible peligro, mientras el resto de las especies del grupo pueden dedicar más tiempo a la búsqueda de alimento.

Los integrantes de bandadas mixtas de sotobosque requiere tener características particulares: 1) el patrón de coloración y bandeo, debe brindar protección ante los

depredadores (Aleixo, 1997; Willis, 1989), 2) los territorios deben ser similares o cercanos, 3) cada miembro que participa debe estar limitado a una pareja de cada especie (macho, hembra y máximo un juvenil), y 4) los integrantes deben ser insectívoros o tener a los insectos como parte de su dieta (Erazo, 2010; Tobar, 2006; Buitrón, 2005; English, 1998).

3.2.3 CLASIFICACIÓN DE LOS INTEGRANTES DE LAS BMS

No todas las aves son afines a participar en bandadas mixtas, por esta razón es importante tomar en cuenta algunos parámetros para definir las como miembros. Moynihan (1962), Munn y Terborgh (1979), Greenberg (2000) clasifican los diversos roles sociales que desempeñan las especies que forman parte de las bandadas mixtas de aves, agrupándolas en dos categorías: especies nucleares y especies seguidoras (de presencia regular e irregular). Las especies nucleares son aquellas cuyo comportamiento estimula la formación de la bandada o mantiene la cohesión entre sus individuos y se subdividen en dos grupos: activas y pasivas. Los individuos de las especies nucleares activas, son las que ejercen liderazgo en la bandada y se las conoce también como centinelas. Son claves para la organización de las bandadas mixtas, estimulando a la formación de estas a las primeras horas de la mañana y dan la guía para el forrajeo, mediante señales interespecíficas (vocalizaciones), durante toda la jornada del día. Son las primeras en dar las llamadas de alarma cuando detectan la presencia de algún depredador o peligro (English, 1998). Tienen cantos muy llamativos y continuos que atraen a otras especies para participar en la bandada (Tobar, 2006; Buitrón, 2005; Baquero, 2003; Powell, 1985). Las especies núcleo pasivas, son obligatorias, se ubican en el centro de la mayoría de bandadas. Son gregarias con otras especies al punto de atraerlas (Erazo, 2010; Greenberg, 2000; Powell, 1985; Munn y Terborgh, 1979; Moynihan, 1962). Permanecen generalmente toda su vida con la misma

bandada, son estrictamente insectívoras y aportan con la defensa del territorio (Erazo, 2010; Amaral y Ragusa-Netto, 2008; Tobar, 2006; Buitrón, 2005; Thiollay y Jullien, 1998; Alves y Cavalcanti, 1996; Hutto, 1994; Stotz, 1993; Munn, 1985).

Especies Seguidoras, son aquellas que permanecen desde pocos minutos hasta cinco horas forrajeando junto a la bandada, pero siempre van a la cola de la misma, nunca en el centro. Munn y Terborgh (1979) las define como individuos que se asocian a la bandada atraídas por la presencia de otras aves (Erazo, 2010; Tobar, 2006; Buitrón, 2005; Munn, 1985). Dentro de esta clasificación están las Especies Ocasionales, son las que por lo general forrajean en el interior del bosque principalmente solas y rara vez se asocian a las bandadas y si lo hacen, están en períodos cortos, posiblemente debido a la cercanía de la bandada a su territorio y se ubican en la periferia (Erazo, 2010; Munn y Terborgh, 1979).

En cuanto al territorio y territorialidad English (1998) y Powell (1989) identificaron que el tamaño del territorio aproximado que ocupa una bandada mixta de sotobosque en los bosques tropicales puede ser de hasta ocho hectáreas y existe gran territorialidad. Los límites se marcan cuando dos bandadas mixtas se encuentran durante 15 a 20 minutos, con enfrentamientos agresivos entre las especies conespecíficas, hasta que una de las dos bandadas retrocede. Esto no se registra para las bandadas mixtas de dosel, las cuales la territorialidad es casi nula y se atribuye a que el tamaño del territorio en el dosel es más extenso y más abierto, como lo describe Iglesias (2007). Se utilizará el término “territorio” para definir el área que ocupa una bandada mixta, con la finalidad de mantener la misma terminología usada en estudios anteriores (Buitrón, 2005; Tobar, 2006; Iglesias, 2007; Erazo, 2010) y así evitar confusiones.

3.2.4 VOCALIZACIONES

Las aves emplean las vocalizaciones para expresar información, de este modo cada especie cuenta con un repertorio de señalizaciones acústicas bien definidas. Las vocalizaciones pueden separarse en dos tipos: las llamadas y el canto. Las primeras corresponden a sonidos breves de estructura acústica simple, sin un patrón definido y compuesto de no más de dos sílabas repetitivas; pueden estar relacionadas con la alimentación (forrajeo) y el contacto inter e intraespecífico (Gill, 2001; Rivera, 2007; Baptista y Martínez, 2002). Son bastante erráticas y con alta variabilidad de patrones, las cuales varían de momento a momento dependiendo de las circunstancias. Las llamadas de contacto mientras forrajean son importantes en la vida social y mientras vuelan les permiten sincronizar y coordinar movimientos. Las llamadas de movimiento son conspicuas y repetitivas pero mucho más estructuradas y diversas (Marler, 2004). Los cantos son sonidos largos y altos, se componen básicamente de notas, sílabas, frases y trinos, están relacionados con la reproducción (para atraer al sexo opuesto y durante períodos de incubación) y territorialidad (el canto indica que el territorio ya está ocupado, así evitar combates y encuentros indeseables).

Las aves se clasifican por su capacidad de producir sus cantos. Las que tienen que aprender a cantar se denominan aves Oscinas. Las que se analizan en esta investigación son Suboscinas, sus cantos son heredados (innatos) (Gill, 2001). La finalidad primordial de los cantos es la supervivencia del individuo y son una herramienta para entender la ecología del comportamiento de las aves (Gill, 2001; Rivera, 2007, Baquero, 2003).

El rango óptimo de frecuencia audible de las aves es de 1 a 5 kilohertz, la sensibilidad decrece rápidamente con frecuencias muy bajas y muy altas (Gill, 2001). Para describir las vocalizaciones de las aves se toma en cuenta la frecuencia, esta corresponde al número de ciclos u ondas completas que se producen o que se reciben por unidad de tiempo. El sonido se analiza en segundos y la frecuencia se mide en Hertz (Hz) o ciclos por segundo (Rivera, 2007; Charif y Fristrup, 2003). La amplitud es la fuerza o máxima energía contenida en un sonido. También se la define como el grado de movimiento de las moléculas de aire en una onda, cuanto más grande es la amplitud de onda, más intensamente golpean las moléculas en el tímpano y más fuerte se percibe el sonido (Kinsler *et al.*, 1998) con esto se puede medir la frecuencia fundamental o dominante, la cual es la que lleva la mayor cantidad de energía dentro de un sonido y por tanto tienen la mayor amplitud; la frecuencia máxima, mínima, número de notas, tiempo de duración del canto (Rivera, 2007; Nicholls y Golsizen, 2006; Charif y Fristrup, 2003), esto está detallado en la metodología.

3.3 JUSTIFICACIÓN

Se han reportado varios estudios en bandadas mixtas de aves insectívoras en el neotrópico, estas asociaciones de aves son fascinantes y han llamado la atención y el interés a muchos investigadores desde 1863 con Bates, Lack (1954), Moynihan (1962), Murton (1971), Powell (1974) entre otros. En el Ecuador se han realizado algunas investigaciones en bandadas mixtas desde 1998 con English, Baquero (2003), Buitrón (2005), Tobar (2006), Iglesias (2007) y Erazo (2010).

Una vez revisados estos trabajos y la información disponible sobre bandadas mixtas de sotobosque en los bosques tropicales del Yasuní, quedó claro que aún queda por analizar la estructura, composición y territorio de las bandadas mixtas presentes en las últimas 25 ha de una parcela de 100 ha destinada para estudios ornitológicos. Además de que no se ha reportado suficiente información sobre la influencia de *Thamnomanes ardesiacus*, una especie clave para la composición y estabilidad de las bandadas mixtas en el sotobosque en el Parque Nacional Yasuní - Amazonía ecuatoriana. Además en esta investigación se recopila toda la información sobre la riqueza de aves presentes en bandadas mixtas de sotobosque analizadas desde el 2003 hasta la presente.

3.4 OBJETIVOS

3.4.1 GENERAL

- Determinar la estructura, composición y territorio de las bandadas mixtas de sotobosque presentes en 25 ha e identificar el rol de *Thamnomanes ardesiacus*.

3.4.2 ESPECÍFICOS

- Identificar las bandadas mixtas presentes en 25 ha
- Analizar la riqueza de especies de aves que participan en bandadas mixtas en 25 ha
- Grabar, analizar y clasificar los cantos de *Thamnomanes ardesiacus*
- Visualizar el comportamiento asociado al canto de *T. ardesiacus*
- Realizar un análisis de riqueza de especies que participan en las bandadas mixtas presentes en 100 ha e identificar la presencia de *T. ardesiacus*.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1 LUGAR DE ESTUDIO

Este estudio se realizó en una parcela de 25 ha dentro del Parque Nacional Yasuní, localizada en el kilómetro 8 1/2 de la carretera que va hacia el puente Tivacuno número 2; a 2 km al este de la Estación Científica Yasuní (ECY) de la PUCE. Esta parcela forma parte de una parcela de 100 ha, destinada para proyectos de investigación ornitológica, financiada por Repsol-YPF y la Pontificia Universidad Católica del Ecuador (Figuras 1 y 2).

La humedad relativa es superior al 90 %. El cielo generalmente cubierto por nubes. La altitud varía de 230 a 400 msnm. Existen numerosas colinas pequeñas, riachuelos que desembocan en ríos más grandes como el Tiputini y el Tivacuno, lo que permite tener diversidad de bosques: Tierra Firme, Várzea, Igapó, Moretal Ron (2001-2011). El Bosque de Tierra Firme (Bosque Siempreverde de Tierras Bajas) es caracterizado por tener suelos bien drenados con un dosel que alcanza los 30 m de altura y árboles emergentes que llegan a los 40 m. Tienen una alta heterogeneidad y diversidad (Ron, 2001). Várzea (Bosque Siempreverde de Tierras Bajas Inundable por Aguas Blancas) están junto a ríos de aguas blancas. En época de alta precipitación (febrero a junio), el bosque se inunda por varios días como resultado de las crecientes de los ríos; estos son turbios y contienen gran cantidad de sedimentos. La vegetación alcanza los 35 m de altura y dependiendo de la periodicidad de las inundaciones se encuentra en diferentes estados de sucesión (Ron, 2001). Igapó (Bosque Siempreverde de Tierras Bajas Inundable por Aguas Negras) se encuentra junto a ríos o sistemas lacustres de aguas negras. El bosque se inunda periódicamente pero generalmente las aguas no aportan una cantidad significativa de nutrientes para el suelo. El bosque puede permanecer inundado por períodos superiores a un año. La altura del dosel y la diversidad son bajas en comparación al Bosque de Tierra

Firme. Moretal (Bosque Inundable de Palmas de Tierras Bajas) sus suelos son mal drenados y permanecen inundados la mayor parte del año. La palma *Mauritia flexuosa* es la especie de árbol más abundante. El dosel del bosque llega a los 30 m de altura y el sotobosque es relativamente denso Ron (2001-2011). Además hay zonas de densa vegetación llamadas lianeros, en donde se encuentra gran cantidad de bejucos y lianas, son sitios de preferencia para buscar alimento y descanso de las bandadas mixtas de sotobosque (Buitrón, 2005; Tobar, 2006; Erazo; 2010)

El clima es Uniforme Megatérmico Muy Húmedo Ron (2001-2011). El promedio anual de precipitación es de 2826 mm (Valencia *et al.*, 2004). La temperatura promedio máxima es de 34 °C y mínima de 22 °C (Valencia *et al.*, 2004). La distribución de las lluvias es notablemente uniforme a lo largo del año a pesar de una baja relativa entre los meses de agosto a enero, en los cuales la temperatura es ligeramente más bajas mientras que en los meses de alta precipitación son de febrero a junio se registran temperaturas más altas. Estos datos están basados en promedios desde el 2000 al 2010 proporcionados por la Estación Meteorológica de la Estación Científica Yasuní de la PUCE, registrados electrónicamente usando un datalogger LICOR LI 1400 equipados con dos piranómetros LI 200 que mide la radiación solar y LICOR 1400 a 120 es un sensor de temperatura de aire, además que cuenta con un contador de lluvia. Estos datos se registraron cada hora.

La estratificación vertical del bosque húmedo tropical Yasuní se lo puede dividir según su altura en: crecimiento bajo, sotobosque, subdosel y dosel. Los árboles en el dosel se elevan expandiéndose a los 30 m formando la copa, hay árboles emergentes que pueden alcanzar los 40 m. Son difíciles de diferenciar claramente debido a la cantidad de vegetación que crece entre ellas. A nivel del sotobosque y subdosel hay baja intensidad de luz, esta es una

característica crítica en el interior del bosque y un limitante para el crecimiento de las plantas. La vegetación es variable, las zonas de sombra y de crecimiento limitado de plantas es interrumpido por áreas de claros de bosque donde la intensidad de luz es mayor y el crecimiento de plantas es más abundante (Valencia *et al.*, 2004).

4.2 PROCEDIMIENTO DE OBSERVACIÓN

Se realizó siete salidas de campo, en períodos de 20 a 25 días cada una. Durante febrero y julio 2007, enero y julio 2008, enero y junio 2009 y junio 2010.

Se destinó la salida de febrero y julio del 2007 para el reconocimiento de la parcela de estudio, construcción de la cuadrícula e identificación de las bandas mixtas presentes en las 25 ha. Se dedicó un tiempo para memorizar las vocalizaciones de las dos especies de *Thamnomanes* con el programa de audio Aves del Ecuador (Krabbe y Nilsson, 2003) para poder identificarlos durante los censos en el campo.

Se dividió la parcela de acuerdo a los lineamientos técnicos usados por English (1998). Se abrieron senderos cada 100 metros, usando flexómetro, brújula, mapa, machete, cintas de marcaje y tubos plásticos marcados. Estos senderos están distribuidos en sentido Norte a Sur identificados con números (500, 600, 700, 800, 900 y 1000). En dirección Este a Oeste los senderos están nombrados con letras alfabéticas (F', E', D', C', B' y la línea A del cuadrante contiguo), de esta manera se formó una cuadrícula interna. Se colocó los tubos marcados cada 100 metros como señales de referencia en cada intersección de letras y números (ejemplo, línea F'500), y también cada 25 m como referencia para localizar la posición de cada bandada mixta en la parcela y aproximar el tamaño de sus territorios. Hacia el oeste y al norte esta parcela colinda con tres parcelas de 25 ha cada una, con

características similares, que se destinaron para otros estudios ornitológicos (Figura 3). Al empezar a abrir los senderos para hacer la cuadrícula en la parcela se generó ruido que provocó que muchas aves presentes se alerten, entre estas el líder de las bandadas mixtas de sotobosque en el Yasuní *Thamnomanes caesius*, su canto de alarma fue un registro previo valioso para ubicar las bandadas dentro de la parcela de 25 ha. De esta manera se tuvo datos previos de la posible ubicación donde estarían las bandadas.

La identificación de las bandadas mixtas se hicieron de acuerdo a los lineamientos técnicos establecidos por trabajos previos dentro del área de estudio, Baquero (2003), Buitrón (2005), Tobar (2006), Erazo (2010) los cuales siguieron lo señalado por Thiollay y Julien (1998) y Terborgh *et al.* (1990) quienes indican la importancia de ubicar los sitios de reunión en el que cada bandada mixta se congrega diariamente al amanecer y al terminar la jornada. Estos sitios se encontraron realizando recorridos a lo largo de los transectos de la cuadrícula explicada anteriormente, tomando como referencia las marcas cada 100 m y cada 25 m y mediante la observación directa con binoculares TASCO-Futura S.E de 8 x 42 mm para la identificación y registro de las aves encontradas participando en las bandadas. El esfuerzo de muestreo fue de aproximadamente 8 horas diarias, durante 20 días, en cada salida de campo, de 6h00 a 12h00 y de 14h00 a 16h00, cambiando de sitio de muestreo cada 5 días, siguiendo las rutas de cada bandada dentro de la parcela. Además se tomó en cuenta lo sugerido por Pearson (1977) quien indica que se debe suspender las observaciones durante períodos de lluvia o de sol intenso (alrededor de las 12h00 a 15h00), debido a las malas condiciones de visibilidad e inactividad de las aves, respectivamente.

En las salidas de enero y julio del 2008 se identificó y registró la composición de especies de aves y territorio de las bandadas mixtas ubicadas en las salidas de campo

anteriores. Se continuó con la metodología empleada. Se destinó 20 días para el seguimiento, observación y registro de las especies de aves participantes en las bandadas mixtas identificadas en las salidas de campo anteriores, y dos días de descanso. El esfuerzo de muestreo fue de aproximadamente 8 horas diarias de 6h00 a 12h00 y de 14h00 a 16h00 en las dos salidas de campo. Se registró la presencia y ausencia de las especies de aves en las bandadas mixtas sugerido por Wiley (1980), se tomó el registro cada 20 min de esta manera se identificó el tiempo en que cada especie está en la bandada y el sitio donde se la observó o ya no se encuentra presente. Las horas de observación variaron dependiendo de la posibilidad de seguir el movimiento de las aves en las bandadas a través de la parcela, debido a la densidad de la vegetación y en ciertas áreas la irregularidad del terreno (quebradas). En la zona de F' a E' 500 y F' a E' 700 la mayor parte del territorio es de tierra firme colinado muy irregular que dificultó el seguimiento y observación continua de la bandada que ocupa esta zona, por lo que el muestreo se realizó en conjunto con Ma. José Erazo (investigadora de la parcela contigua) y los ayudantes del campo Juan Carlos Crespo y Héctor Cadena.

Se realizó una lista de composición de especies de aves para cada bandada, considerando tres aspectos señalados por English (1998), 1) se considera a una especie de ave parte de una bandada mixta cuando esta sigue a la especie líder *Thamnomanes caesius* y se ubica en el cuerpo principal de la bandada (definido como el lugar donde se concentran más de cinco individuos separados unos de otros por una distancia menor a cinco metros). 2) se considera a los individuos que siguen los movimientos de la bandada por al menos 15 minutos y que respondieron a los cantos de dirección o alarma del líder. 3) en el caso de especies observadas sólo una vez con la bandada, se las incluye si realizaron una maniobra de forrajeo en la periferia del cuerpo principal de la bandada en un radio no mayor a 30 m.

El total de especies para cada bandada fue obtenido de la sumatoria de las especies registradas a lo largo del estudio.

Además de los registros visuales, se grabaron los cantos de las especies que están en la bandada. Esta herramienta fue muy valiosa para la identificación de especies sobre todo de 6h00 a 8h00 que son horas en las que no hay suficiente luz en el sotobosque para poderlas observar. Se tomaron 10 grabaciones por cada bandada, de 6h00 a 11h00 que son las horas de mayor actividad, con una grabadora Marantz PMD 671 digital y con un micrófono Sennheiser Electronic Gmb H y Co. KG D-30900 Wedemark-Alemania y se comparó con los cantos del programa de audio de Aves de Ecuador (Krabbe y Nilsson, 2003).

Se clasificó a las especies de aves registradas en cada bandada en diferentes categorías de acuerdo al tiempo de participación en la bandada, de acuerdo a los lineamientos técnicos establecidos por trabajos previos dentro del área de estudio realizados por Baquero (2003), Buitrón (2005), Tobar (2006), Iglesias (2007) siguiendo la metodología de Terborgh *et al.* (1990) y la de English (1998); se determinó cuatro clases: 1) Especies Líder: son las que estimulan la formación de la bandada y al forrajeo. Están en las bandadas desde la mañana hasta terminar la jornada de 10 a 12 horas. Tienen cantos de alarma llamativos y se ubican en el centro de las bandadas, 2) Especies Núcleo: se los encuentran en la mayoría de las bandadas y forrajean exclusivamente con las bandadas y no se las encuentran fuera de estas. Permanecen de 5 a 8 horas, 3) Seguidoras: especies que pueden forrajear con o sin las bandadas, permanecen algunas horas en la mañana 1 a 4 horas, y 4) Ocasionales: son las que tienen muy baja probabilidad de participar en las bandadas o se unen a la bandada mientras esta pasa por su territorio, pueden permanecer hasta 20 minutos.

Se utilizó el análisis de Escalamiento Multidimensional no-Métrico (NMDS) con el programa estadístico PAST (Hammer *et al*, 2001), es una técnica multivariada para ilustrar en un espacio geométrico de pocas dimensiones las proximidades existentes entre las bandadas mixtas identificadas en la parcela de 25 ha en cuanto a la composición de las especies identificadas y los hábitats que ocupan cada bandada mixta (Sánchez, 2001b).

Se comparó la composición de especies entre bandadas mixtas, con los valores de presencia y ausencia de las especies en cada bandada con el índice de similitud de Jaccard.

$$J_{ij} = \frac{C_{ij}}{C_i + C_j + C_{ij}}$$

Donde: C_{ij} es el número de especies que están presentes en las dos muestras y C_i corresponde al número de especies, en el sitio 1 y C_j es el número de especies en el sitio 2. Los valores oscilan entre 0 y 1. Cuando la intersección es nula, $J_{ij}=0$, y cuando los conjuntos son idénticos, $J_{ij}=1$ (Sánchez, 2011b).

Con el análisis (SIMPER) se analizó la contribución de las especies en cada bandada, con el índice que varía entre 0 y 1. También se pudo interpretar en porcentaje de contribución que va de 1 % a 100 %. Lo que significa que las especies con índice de 1 y 100% son las que se encuentran presentes en todas las bandadas, mientras que las especies con índice de 0 y menores al 100% su presencia en las bandadas es parcial (com. pers. Sánchez, J).

Se determinaron los límites territoriales de cada bandada de acuerdo a los puntos de observación y de enfrentamientos territoriales tomados durante los censos diarios de cada bandada representados en el mapa de la parcela de 25 ha, tomando como referencia las marcas colocadas cada 25 m y 100 m (Figura 2). Posteriormente se unieron los puntos

registrados en el mapa para cada bandada y así se obtuvo la representación del tamaño estimado del territorio de cada bandada. Medidas obtenidas con GPS no fueron utilizadas debido a la imprecisión registrada en la toma de puntos y la ausencia de datos para algunos puntos debido a fallas en la señal como resultado de la alta nubosidad y la densa cobertura vegetal.

4.3 GRABACIÓN Y ANÁLISIS DE CANTOS

Las salidas de campo 5, 6 y 7 se continuó registrando a las especies observadas en cada bandadas mixtas, pero se centró más en ubicar en las bandadas mixtas a la especie *Thamnomanes ardesiacus*, grabar sus cantos y tomar datos de su comportamiento. Las grabaciones se hicieron de 6h00 a 12h00, cambiando de sitio de dónde empezaban las grabaciones cada 3 días seguidos. El seguimiento de las bandadas fue conforme a la metodología de Thiollay y Julien (1998) y Terborgh *et al.* (1990), antes descrita. Utilizando una grabadora Marantz PMD 671 digital 24-bits / 96 KHz; con un micrófono Sennheiser Electronic GmbH y Co. KG D 30900 Wedemark-Alemania, se tomaron 13 grabaciones de cada bandada.

Se clasificó y limpió los cantos con el programa Adobe Audition 3.0, usando la opción: Edición de Espacios de Frecuencia y la opción de Reducción de Rango de ruido (para mantener la calidad de la grabación se usó rangos menores a 20 Hz). Para el análisis se escogió las grabaciones con mejor claridad de sonido, con el menor ruido posible y sin solapamiento con otros cantos (Charif *et al.*, 2005). Con el programa Raven Pro 1.2.1 para Mac (Cornell Lab of Ornithology, Bioacoustics Research Program), se digitalizaron en total 54 grabaciones en formato .wav, se utilizaron 10 repeticiones de cada canto, con una

tasa de muestreo de 44.1 KHz y una resolución de amplitud de 16 bits para el ingreso del sonido desde la tarjeta de memoria de la grabadora a una computadora Apple. Se generaron espectrogramas (estos son representaciones gráficas de los cantos), mediante una transformación Fourier Directa (DFT) a partir de una muestra de 4096 puntos y una Resolución Espectral de Frecuencia (FTP) de 10.8 Hz, a escala de grises como esquema de color. Se midieron las siguientes variables para cada nota en el análisis espectrográfico: Frecuencia Fundamental (FF): frecuencia que tiene la mayor intensidad en una nota, medida en (Hz), Frecuencia Mínima (FMIN): es el valor mínimo de frecuencia que alcanza cada nota, medido en (Hz), Frecuencia Máxima (FMAX): es el valor máximo de frecuencia que alcanza cada nota, medida en (Hz), Duración del Canto (T): tiempo total del canto medido en (s), Número de Notas (NN): total de notas que contiene un llamado. Para interpretar los espectrogramas se tomaron en cuenta dos dimensiones: la horizontal que corresponde al tiempo y se lee de izquierda a derecha, medido en segundos (s) y la dimensión vertical que corresponde a la frecuencia medida en hercios (Hz). En la imagen del espectrograma se observa frecuencias altas (tonos altos), frecuencias bajas (tonos bajos) y hay zonas impresas de color más oscuro que representa la intensidad del sonido, medida en decibeles (dB).

Para esta investigación se describe al canto con los siguientes componentes estructurales: Las notas son los sonidos individuales más simples, conocidos también como “elementos” o “figuras”. La serie de una o más notas o figuras juntas en un canto constituyen las sílabas. Las secuencias de sílabas que se repiten a lo largo del canto forman las frases o motivos. Estos combinados en una determinada forma y repetidos en una secuencia reconocible conforman el canto (Rivera, 2007; Serrano, 2009; Baquero, 2003). Los cantos de *T. ardesiacus* se definieron por los comportamientos relacionados a cada vocalización,

de acuerdo con lo descrito por Wiley (1980) quién indica que las vocalizaciones se pueden describir por los siguientes cuatro comportamiento reportados para esta especie: 1) El primer contacto al llegar a la bandada, 2) En movimientos rápidos de la bandada, 3) En momentos cuando no hay ninguna perturbación y forrajea, y 4) De alarma frente a un peligro o por un depredador.

Con el Análisis de Componentes Principales (PCA), el ANOVA de Un Factor y la prueba de significación de Tukey se diferenciaron los tipos de cantos que vocaliza *Thamnomanes ardesiacus*, tomando como variables a las Frecuencias: Fundamental, Máxima, Mínima; Tiempo de Duración del Canto y el No. de Notas. Para el análisis de Anova de Un Factor sólo se tomó la variable No. de Notas por cada canto descrito (Sánchez, 2011).

Además al ser esta una investigación realizada en las últimas 25 ha de la parcela de 100 ha, se realizó un compendio de los trabajos realizados por Baquero (2003), Buitrón (2005), Tobar (2006), y Erazo (2010) para determinar cuántas bandadas mixtas se encuentran en toda la parcela y la riqueza de especies de aves presentes en estas.

5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

5.1 COMPOSICIÓN, ESTRUCTURA Y TERRITORIO DE BANDADAS MIXTAS DE SOTOBOSQUE EN 25 HA

Se invirtieron 480 horas de observación, durante las cuales se identificaron cuatro bandadas mixtas de sotobosque presentes en la parcela de 25 ha (Figura 2). Para cada bandada se definió el territorio, sitio de formación en base a los censos diarios del desplazamiento de las bandadas por sus territorios (Figuras 3, 4 y 5), y la composición de especies de acuerdo al tiempo de permanencia de las especies en cada bandada (Anexo 1).

La bandada 1 (M) tiene un territorio de 7.5 ha aprox., el 80 % del territorio es bosque de tierra firme colinado, el 20 % son zonas de bosque de várzea. El sitio de formación se localizó alrededor de la zona de D'550 ($n = 20$ observaciones) (Figuras 3). Se identificaron tres rutas de forrajeo de esta bandada nombradas como (a, b y c). Las rutas a y b las usaron en época de menor precipitación (de agosto a enero), mientras que con la ruta c llegan hasta dos hectáreas en época de mayor precipitación (de febrero a junio). La ruta c no estuvo tan bien definida ya que se observó a la bandada volando en círculo sin extenderse más de una o dos hectáreas del sitio de formación durante cinco horas continuas ($n = 6$ observaciones). Se identificó cuatro sitios de descanso en los que la bandada permaneció de 12h00 a 14h00 ($n = 20$ observaciones), estos sitios se caracterizan por que la vegetación es bastante densa y difícil de ingresar para el observador. A estos sitios se los llama también lianeros. En cuanto a la composición de especies se identificaron 62, en 12 familias, de las cuales la más representativa es la familia *Thamnophilidae* ($n = 25$) con el 40 %, seguido de la familia *Furnariidae* ($n = 11$) con el 17.7 %, *Dendrocolaptidae* ($n = 7$) con el 12 %. Las familias *Pipridae* y *Fringilidae* ($n = 4$) cada una, representan el 6.4 % respectivamente. Con menor participación están las familias *Trogonidae* ($n = 3$) con el 5

%, Troglodytidae y Cardinalidae ($n = 2$) cada una, con el 3.2 % cada una y con el 2 % de participación están las familias Bucconidae, Galbulidae, Capitonidae, Polioptilidae, Vireonidae, Trogonidae ($n = 1$) cada una (Tabla 1, Figura 6). En total esta bandada está compuesta por dos especies líder (*T. caesi*us y *T. ardesiacus*), 10 especies núcleo, 36 especies seguidoras y 14 especies ocasionales (Tablas 1 y 2).

La Bandada 2 (N) ocupa un territorio de 7.8 ha aprox., el 60 % del territorio es de bosque de várzea, el 20 % es de bosque de tierra firme y el 10 % es pantano. El sitio de formación se localiza alrededor de D'750 ($n = 20$ observaciones) (Figuras 4 y 7). Se identificaron tres rutas de forrajeo nombradas como (d, e y f). La ruta d y e la usan en época de menor precipitación y la ruta f de mayor precipitación ($n = 6$ observaciones). Se identificó dos lianeros que los usaron como sitios de descanso de 12h00 a 14h00 ($n = 17$ observaciones) (Figura 8). Esta bandada está compuesta por 60 especies en 11 familias de las cuales la familia mejor representada es Thamnophilidae ($n = 22$) con el 37 %, seguido de la familia Furnariidae ($n = 9$) con el 15 %, Dendrocolaptidae ($n = 6$) con el 10 %, la familia Pipridae ($n = 5$) con el 8 %, Tyrannidae ($n = 4$) con el 7 %, Bucconidae y Thraupidae ($n = 3$) cada una que corresponden al 5 %. Con menores porcentajes de participación (3 %) se encuentran las familias Capitonidae, Troglodytidae y Picidae ($n = 2$) y la familia Galbulidae ($n = 1$) con el 2 % de participación. En total esta bandada está compuesta por dos especies líder (*T. caesi*us y *T. ardesiacus*), 9 especies núcleo, 33 especies seguidoras y 16 especies ocasionales (Tablas 1 y 2).

La bandada 3 (O) ocupa un territorio de 5.6 ha aprox., el 80 % de su territorio es pantano cubierto de *Mauritia flexuosa* y el 20 % es várzea. El sitio de formación se localiza alrededor de E'800 ($n = 10$ observaciones) esta zona es de bosque de várzea. Se identificó

una ruta de observación (g) la cual recorre en época de menor precipitación ($n = 10$ observaciones) (Figuras 5 y 9). Durante la época de mayor precipitación esta zona se inunda por lo que los censos no se pudieron realizar completamente, además que algunos árboles caídos enterraron las marcas puestas a lo largo del trayecto, lo que dificultó el muestreo continuo de esta bandada. Se identificó dos lianeros que sirvieron de descanso para la bandada de 12h00 a 14h00. En cuanto a la composición de especies registradas en las salidas de julio 2007, enero y julio 2008, enero 2009 se identificaron 33. La familia mejor representada es *Thamnophilidae* ($n = 18$) con el 56 %, seguido de las familias *Furnaridae*, *Dendrocolaptidae* y *Troglodytidae* ($n = 4$) con el 13 % cada una. Con menor participación en la bandada (3 %), están las especies de las *Poliophtilidae* y *Pipridae* ($n = 1$). En total esta bandada está compuesta por dos especies líder (*T. caesi* y *T. ardesiacus*), 8 especies núcleo, 22 especies seguidoras y 1 especies ocasionales (Tablas 1 y 2).

La bandada 4 (L) ocupa un territorio de 5.5 ha aprox., el 80 % es bosque de tierra firme colinado, el 20 % es várzea, hacia el este está bandada se encuentra muy cerca de la carretera que va hacia el puente del Tivacuno. El sitio de formación se encuentra alrededor de E'450 ($n = 10$ observaciones). Se identificó una ruta de forrajeo nombrada como (h) ($n = 10$ observaciones). Censar esta bandada continuamente se dificultó por la irregularidad tan marcada del terreno. Se identificaron dos sitios de descanso el uno es en una zona baja entre dos colinas bien pronunciadas en la línea F'600 y el otro es en un lianero cerca de la línea E'530 ($n = 8$ observaciones) (Figura 5). La composición de especies ($n = 52$) está bien representado por la familia *Thamnophilidae* ($n = 18$) con el 35 %, seguido de la familia *Thraupidae* ($n = 10$) con el 19.2 %, *Furnaridae*, *Dendrocolaptidae*, *Tyrannidae* ($n = 3$) que representan el 8 % cada una. Las familias con menor participación son *Troglodytidae*, *Trogonidae*, *Bucconidae*, *Picidae* y *Poliophtilidae* ($n = 2$) cada una que

representan el 4 % y las familias Capitonidae, Cuculidae, Vireonidae, Turdidae, Galbulidae ($n = 1$) con el 2 % cada una. En total esta bandada está compuesta por dos especies líder (*T. caesi* y *T. ardesiacus*), 10 especies núcleo, 19 especies seguidoras y 21 especies ocasionales (Tablas 1 y 2).

Ningún sitio de formación se ubicó en zonas de bosque colinado, ni en lianeros y pantano. En total se identificaron 109 especies en 76 géneros y 17 familias. La mayoría de especies participantes pertenecen a la familia Thamnophilidae y el género mejor representado es *Myrmotherula* ($n = 12$) (Tabla 1). Los límites territoriales de cada bandada se identificaron uniendo los puntos, de observaciones y de confrontaciones territoriales entre dos bandadas, registrados en el mapa de 25 ha, representados en la figura 2. Los territorios identificados para las cuatro bandadas fueron permanentes durante toda la investigación y son de 5 a 7 ha ($\bar{x} = 6.6$ ha), estos son territorio pequeños comparados con los que ocupan las bandadas mixtas de Manaus- Brasil ($\bar{x} = 11$ ha) reportados por Powell (1989). En algunas ocasiones se observó que los límites territoriales se marcaron por confrontaciones territoriales entre dos bandadas mixtas ($n = 10$ observaciones), al encontrarse en un punto ocurren comportamientos de agresividad hasta que una de las dos bandadas retrocede y se aleja de ese punto y en ese lugar se marca un límite.

En los trabajos de composición, estructura y territorio de bandadas mixtas reportados por English (1998) y Stotz (1993) concluyen que la estructura y estabilidad de las bandadas mixtas está determinada por las especies que la componen. Stotz (1993) observó un bosque fragmentado al sur de Brasil (Santa Catarina) en el que las bandadas mixtas que no tienen la participación de las especies de *Thamnomanes*, ni *Myrmotherula* son bandadas inestables y de pocos individuos, mientras que English (1998) observó en una parcela de

100 ha en el bosque tropical Yasuní a quince bandadas mixtas compuestas por las especies de *Thamnomanes* y *Myrmotherula* con territorios permanentes, cohesionadas durante todo el día y que la composición de estas pueden llegar a más de 50 especies. Powell (1979) analizó las bandadas mixtas en el bosque tropical de la reserva Manaus- Brasil y señala la importancia de las especies líderes y núcleo para la estabilidad permanente de las bandadas y que hay también la formación de bandadas temporales en las que no hay presencia de estas especies y se descohesionan rápidamente.

En la investigación de Wiley (1980), compara a las bandadas mixtas de bosques tropicales de la reserva natural Raleighvallen en Suriname y en la reserva biológica Limoncocha Napo-Ecuador; concluye que son bandadas que permanecen cohesionadas durante todo el día y son estables a lo largo del año, atribuye que son bandadas muy similares en estructura y composición. Las bandadas mixtas de los bosques tropicales de los dos países tienen el liderazgo de dos especies de *Thamnomanes* (*T. ardesiacus* y *T. caesius*) y la participación de las cuatro especies de *Myrmotherula* (*M. axillaris*, *M. menetriesii*, *M. longipennis*, y *M. gutturalis* en Surinam), en las bandadas mixtas en Ecuador se encuentran las tres especies primeras de *Myrmotherula* más *M. hauxwelli* y *M. ornata*, las cuales aportan con la integración del grupo y defensa del territorio.

Las hipótesis que explican el significado adaptativo para la formación de bandadas mixtas aduce ventajas en la eficiencia del forrajeo o la reducción de presiones de la depredación (Munn, 1985). Existen algunas posibles razones a las que se debe la formación de las bandadas mixtas. Para cada individuo dentro de una bandada existen costos y beneficios asociados a este comportamiento (McClure, 1967; Wiley, 1980; Pearson 1977, 1975). Asimismo, los beneficios provistos por las bandadas mixtas deben sobrepasar a los costos e incrementar la supervivencia de las especies participantes (Buitrón, 2005; Jullien y Clobert, 2000). Una de las razones a las que se debe la formación de las bandadas es que

pertenecer a un grupo de bastantes individuos, minimiza el peligro de ser depredados, dándoles mayor seguridad cuando viajan por el territorio y mejora el aprovechamiento de los recursos dispersos. La cohesión de las aves en bandadas mixtas proporciona un refugio (Hamilton, 1971), reduciendo el riesgo de depredación por el “efecto de muchos ojos”, en el que la combinación de los esfuerzos de vigilancia, mejora la percepción de los depredadores. De esta manera las aves pueden reducir el tiempo personal dedicado a estar vigilantes ante los depredadores y pueden emplear mayor tiempo para el forrajeo (Amaral y Ragusa, 2008; Dolby y Grubb, 1999; Sullivan, 1984; Powell, 1974).

Lack (1954) define a las bandadas mixtas como fuente de la riqueza y densidad de especies en los trópicos, las cuales estarían influenciadas por una posible correlación con la abundancia de recursos alimenticios presentes (Berner y Grubb, 1985), esto permitiría a las especies pequeñas coexistir sobrelapadas con nichos más grandes, resultando un incremento en la riqueza de especies. (Powell, 1989).

5.1.1. Análisis Estadísticos

Se realizó un Análisis de Escalamiento Multidimensional No-Métrico (NMDS) con el que se visualiza cuan similares o distintas son las cuatro bandadas muestreadas (M, N, O, L) en función de las especies que las componen y el hábitat que ocupan (Tierra Firme, Varzea y Pantano) (Figura 10). En el gráfico de ordenamiento se observan diferencias marcadas entre todas las bandadas, excepto entre la bandada M y N, que se encuentran cerca, lo que significa que hay mayor similitud entre estas que entre la bandada O y L las cuales se ubican muy distantes la una de la otra y también con respecto a M y N.

Se utilizó el índice de similitud de Jaccard para comparar la composición de especies en cada bandada mixta (M, N, O, L) en base a la presencia y ausencia de estas (Tabla 2). En la matriz se observa que la composición de especies de las bandadas M y N no son tan

diferentes (0.47) o se podría decir que la composición de especies entre las dos bandada es más similar que al observar la bandada N con la O en las que si hay diferencias en la composición (0.29) y más diferencia se observa entre la composición de especies de la bandada L y O (0.2). En general las cuatro bandadas mixtas no difieren en su composición de manera muy marcada, pero si tiene cada una algunas especies en particular que las diferencia. Para esto se utilizó el análisis SIMPER para detectar las especies discriminantes (aquellas que contribuyen a la disimilaridad entre las bandadas mixtas) (Anexo 2). En total hay 50 especies, representan el 46 % de las 109 especies de aves que participan en las cuatro bandadas mixtas que están presentes en una sola bandada y 11 especies, representan el 10 %, están presentes en todas las bandadas.

La información que muestra el gráfico de ordenamiento del NMDS y la matriz de similitud de Jaccard permite observar que la composición de especies entre las bandadas mixtas M y N es bastante similar y se podría decir que el tipo de hábitat que están ocupando (Bosque de Tierra Firme y Várzea) respectivamente, no está influenciado drásticamente como para alterar la composición de especies de ambas bandadas; más bien se podría decir que estos tipos de hábitats permiten que haya más de 60 especies en cada bandada. Esto no se observa de la misma manera en la bandada L, esta se ubica muy distante de las demás y lo curioso es que el tipo de hábitat que ocupa en el 80 % de su territorio es Bosque de Tierra Firme colinado y el número de especies que se registraron en de 52. Se podría decir que esta bandada debería estar cercana a la bandada M en el gráfico de ordenamiento NMDS pero no se observa así. Además el SIMPER muestra que esta bandada tienen el mayor número de especies discriminantes ($n = 15$) en su composición, lo cual representa el 29 % comparado con las demás (Anexo 2). Analizando un poco más el territorio de esta bandada, hay un factor que podría estar influenciando la composición de especies de esta

bandada y es que es la única bandada que se encuentra próxima a la carretera que va al puente del Tivacuno (Figura 2 y 5).

Stouffer y Bierregaard (1995) y Erazo (2010) realizaron estudios de bandadas mixtas en los bosques tropicales de Manaus- Brasil y en Yasuní, respectivamente, y concluyen que un factor que permite evaluar rápidamente la condición de un bosque es la presencia de los insectívoros de sotobosque. Estos son muy sensibles y los primeros en desaparecer con la fragmentación y la tala de los bosques. Además identificaron que en zonas de bosque alteradas por el paso de una carretera se promueve a un cambio en la composición de insectos, mayor cantidad de luz solar que llega al suelo del sotobosque y el aumento de la competencia por parte de especies oportunistas. Los insectívoros tienen las características de tener grandes territorios, ser sedentarias y la preferencia a utilizar bosques de viejo crecimiento, esto las hace más vulnerables en bosques fragmentados. Esto es lo que podría estar influenciando en la composición de especies en la bandada L y el NMDS la ubica muy distante de las demás bandadas y tiene valores similitud muy bajos (Tabla 2).

La bandada O al igual que la bandada L se ubica en el gráfico de ordenación muy distante a las demás. El 70 % del territorio que ocupa esta bandada es pantano y está cubierto en su mayoría por *Mauritia flexuosa* este tipo de hábitat difiere bastante con el bosque de tierra firme, ya que este hábitat por estar inundado permanentemente podría influir en la composición de especies, sobre todo las especies que forrajear a nivel del sustrato. En esta bandada se encuentran especies afines a sistemas acuáticos como son *Myrmotherula multostriata*, *Sclateria naevia*, *Donacobius atricapilla*, *Thryothorus leucotis* y especies afines a gaps (claros de bosque) como *Piaya melanogaster*, *Turdus albicollis*, *Xiphorhynchus picus*, *Platypsaris minor*, *Tangara schrankii*, *Habia rubica*, *Hemithraupis*

flavicollis, *Herpsilochmus dugandi* (Tabla 1). Además en número de especies presentes en esta bandada corresponde a la mitad de especies presentes ($n = 32$) en la bandada M de tierra firme.

Buitrón (2005) señala que la riqueza de insectívoros afines a bandadas mixtas en el Yasuní está relacionada con el tipo de hábitat. La complejidad estructural del bosque y la alta productividad en las zonas tropicales permite albergarlas, como se registran en esta investigación que las bandadas han llegado a tener más de 60 especies (Tabla 1), comparado con las bandadas de zonas templadas, donde pueden haber de 10 a 15 especies por bandada (Terborgh, 1990; Erazo, 2010).

5.2 DINÁMICA DE LAS BANDADAS MIXTAS DE SOTOBOSQUE DEL YASUNÍ

Las BMS son una parte importante en la vida de las aves en el bosque. Se forman diariamente y permanecen hasta la tarde. Este patrón ocurre durante todo el año, sin tomar en cuenta la época de anidación (Munn y Terborgh, 1979).

Durante las 480 horas de observación en el campo se identificaron cuatro bandadas mixtas de sotobosque, con la presencia de *Thamnomanes ardesiacus* (Figuras 11 y 12), lo que permitió registrar lo siguiente: Las BMS en la Amazonía ecuatoriana se forman en el mismo lugar diariamente (sitio de formación) y tienen rutas establecidas de forrajeo a lo largo de su territorio. En la época de menor precipitación (agosto a enero) visitan todo su territorio, mientras que en época de mayor precipitación (febrero a junio) se desplazan máximo de 1 a 2 ha ($n = 50$ observaciones), esto lo atribuye English (1998) a la disminución de insectos en esta época. La jornada de actividad de las bandadas empieza siempre al amanecer entre 6h00 y 6h20. Las primeras especies en vocalizar son las líderes

*Thamnomanes caesi*us y *Thamnomanes ardesiacus*, a estas vocalizaciones Powell (1979), Wiley (1980) e English (1998) las describen como los cantos de formación, por atraer a otras especies a participar en las bandadas. Permanecen en el sitio de formación aproximadamente de 15 a 20 minutos ($n = 60$ observaciones), durante este tiempo se observa y se escucha la llegada de otras especies a las que Terborgh *et al.* (1990) e English (1998) las describen como núcleo a las especies que siempre están en bandadas mixtas (Figuras 13 a 16). Cada especie al llegar a la bandada vocaliza las llamadas descritas como de contacto por Wiley (1980). Aproximadamente entre las 6h20 a 6h30 el líder vocaliza una llamada de movimiento y direcciona a la bandada hacia un lugar de forrajeo, los otros miembros de la bandada le responden con sus vocalizaciones y se observa que se mueven juntos (Ragusa, 2000), durante este tiempo se observó a *Thamnomanes ardesiacus* vocalizando constantemente su canto de cohesión mientras se dirigen al lugar de forrajeo ($n = 50$ observaciones), esto se detalla más adelante. Una vez llegado al lugar de forrajeo las vocalizaciones de todos los miembros disminuye durante 15 a 20 minutos. El tiempo que invierten en el forrajeo aumenta conforme avanza el día y la luz entra más hacia el interior del bosque (8h00 a 11h00). Conforme se desplazan por sus territorios se observan a otro grupo de especies que se une a las bandadas, las que Terborgh *et al.* (1990) e English (1998) las describen como especies seguidoras, pueden estar hasta cuatro horas en la bandada y no forrajean estrictamente con esta (Anexos 3 al 7). Se desplazan distancias entre 20 a 40 metros en círculo a lo largo de su territorio durante 15 a 20 minutos, esto permite que las bandadas forrajeen diferentes hábitats lo que favorece a que muchas especies solitarias o territoriales como Pipridos, Furnaridos y Dendrocolaptidos se unan a las bandadas, a estas se las ha descrito como especies ocasionales y permanecen hasta que la bandada se mueva hacia otro lugar de forrajeo (Anexos 8 al 11). De esta manera las bandadas crecen en número conforme se desplazan por diferentes hábitats durante sus

recorridos. En algunas ocasiones las bandadas prefieren forrajear en lianeros, que son zonas de vegetación densa, enmarañada, de muy difícil acceso para el investigador. Pueden permanecer en estas zonas de 20 a 30 minutos forrajando sin emitir vocalización alguna, que en algunos momentos parecería que no estuvieran ahí. No se ha observado que las bandadas permanezcan en lugares descubiertos de vegetación, donde se abrió un claro de bosque.

Entre las 8h40 a 11h00 son períodos de gran actividad, los movimientos son más continuos, con menor permanencia en los sitios de forrajeo. Se desplazan 30 a 40 metros entre 7 a 10 minutos por los senderos. Las vocalizaciones de las especies líderes y núcleo son continuas en altas frecuencias. Durante estas horas la temperatura aumenta, la luz del sol entra hasta el interior del bosque, hay mayor visibilidad del comportamiento de las especies que participan en las bandadas.

Conforme avanza el día, cercano a las 11h30, el sol es más intenso y la temperatura aumenta, las bandadas se mueven más lento, 30 metros cada 25 minutos aproximadamente, hasta encontrar un sitio de descanso fijo ($n = 40$ observaciones). Los sitios de descanso suelen ser lianeros, zonas de bosque denso. Permanecen en este lugar de 12h00 a 14h00. Las vocalizaciones de las especies son erráticas y de baja frecuencia. Los movimientos son mínimos que parecería que no estuvieran ($n = 60$ observaciones). Se las observa perchando, como en “descanso”. Terborgh (1974), reporta que las bandadas permanecen en silencio y con muy poca actividad entre las 12h00 y 15h00, durante este tiempo observó a las especies descansando, acicalándose, limpiando sus picos, mientras que otros continúan forrajando en el mismo lugar. También reporta que *Thamnomanes ardesiacus* descansa hacia la parte baja de los árboles a 70 metros del sitio de formación (Munn y

Terborgh, 1979). Entre las 14h00 y 15h00 aproximadamente retoman su actividad y ruta de forrajeo con menos intensidad que en la mañana, en dirección de regreso al sitio en el que se formaron en la mañana. Las bandadas se descohesionan gradualmente entre 17h00 a 18h00; las especies se dirigen hacia sus respectivos dormideros y se vuelven inactivas.

Murton (1971) explica que las bandadas mixtas de sotobosque son una fuente de riqueza valiosa, en la que cada especie se ha especializado en la técnica y en distintos niveles de sustrato para forrajear, así poder coexistir, reduciendo la competencia interespecífica.

En ciertas localidades neotropicales de bosque lluvioso donde están ausentes los *Thamnomanes*, otras especies pueden cumplir el rol de líder; como es el caso de la tangara *Habia rubica*, en Minas Gerais (sudeste de Brasil), y del hormiguero *Microrhophias quixensis* que se ha registrado en el bosque tropical de Barro Colorado en Panamá (Baquero, 2005). En bosques de Centro América no hay la presencia de especies de *Thamnomanes*, en esas bandadas se ha identificado a *Myrmotherula fulviventris* que ejerce esta posición.

5.3. DESCRIPCIÓN DE *Thamnomanes ardeciacus* (Sclater y Salvin, 1868)

Dusky-Throated Antshrike, Batara Golioscuro

Mide 14 cm, es común en la Amazonía de Venezuela, Suriname, Colombia, Ecuador, Perú hasta Brasil en estratos bajo los 500 metros. Se encuentra en el interior del bosque húmedo, especialmente en tierra firme al este del Ecuador.

Granizo (2009) describe a esta especie de acuerdo al significado del nombre en latín: *Thamnomanes* se origina de la palabra *Thamnos* que significa arbustos, y *ardeciacus*

significa color pizarra (negro). El mancho es de color gris uniforme, un poco más pálido por debajo (especialmente el vientre), a menudo luciendo algo de negro en la garganta (aunque en algunos individuos el negro es casi o del todo ausente); parche dorsal blanco semi oculto, que a veces también no es visible; las plumas timoneras llevan delgada punta blanca. La hembra es de color pardoaceitunado encima, un poco moteada de color amarillo, parche dorsal pequeñísimo o ausente; alas y cola más pardoherrumbrosa. Principalmente por debajo con moteado pectoral oliváceo. Generalmente se presenta en pareja, menos a menudo en pequeños grupos (quizás familiares), está presente en bandadas mixtas del sotobosque. Tiende a posarse más bajo y no tan a menudo al descubierto como Batara Cinéreo (*Thamnomanes caesius*), con el cual son bastante semejantes (Ridgely y Greenfield, 2001) (Figuras 11 y 12).

Buitrón (2005), encontró diferencias con respecto a la altura promedio de forrajeo, de las dos especies de *Thamnomanes*, y señala que estas dos especies se ubican separadas verticalmente a una altura de 7.4 metros en *T. caesius* y 4.0 metros en *T. ardesiacus*. Esto también observó Shulenberg (1983) y Thiollay (1988) en las bandadas mixtas de bosques tropicales en la localidad Madre de Dios en Perú y Río Linares en la Paz-Bolivia, y en la reserva natural de Nourages en Guyana, donde encontraron que estas especies, estuvieron separadas verticalmente a una altura 7.39 metros en *T. caesius* y 3.10 metros en *T. ardesiacus*. Atribuyen que estas diferencias podrían estar relacionadas con el rol de cada especie en las bandadas mixtas. El líder al perchar a mayor altura, podría darle ventaja como centinela, y a *T. ardesiacus* a menor altura le permitiría mantener la cohesión del grupo. La función principal de esta especie es la cohesión de la bandada (esto se detalla más adelante), con movimientos y llamadas continuas de contacto que cooperan con el líder para la formación, composición y estabilidad de las bandadas mixtas de sotobosque en el Yasuní. Con respecto al comportamiento se lo describe como una especie sociable,

ocupa posiciones delanteras durante el movimiento de la bandada y tienen la capacidad de percibir algún peligro o depredador (Ragusa, 2002; Munn y Terborgh, 1979). Realiza junto al líder comportamientos agresivos frente a sus oponentes conespecíficos de otra bandada mixta.

Munn y Terborgh (1979) e English (1998) estudiaron bandadas mixtas en el bosque tropical de la reserva natural Manu en el Perú y en el Parque Nacional Yasuní en el Ecuador, respectivamente, y describen que de las cuatro especies de *Thamnomanes* (*T. caesius*, *T. ardesiacus*, *T. saturninus*, *T. schystogynus*) presentes en Sudamérica ejercen liderazgo cuando se encuentran junto a otras especies, y que *T. caesius* lidera las bandadas mixtas en el Yasuní-Ecuador y que *T. schystogynus* lidera las bandadas mixtas en Manu-Perú; pero que *Thamnomanes ardesiacus* y *T. saturninus* pueden liderar a las bandadas mixtas de sotobosque sólo en ausencia de las especies congénéricas *Thamnomanes caesius* y *T. schystogynus* (presentes en Yasuní-Ecuador y en Manu-Perú respectivamente).

5.4. ROL DE *Thamnomanes ardesiacus* EN LAS BANDADAS MIXTAS DE SOTOBOSQUE DE YASUNÍ

Para identificar la función de *Thamnomanes ardesiacus* en las bandadas mixtas de Yasuní, se invirtieron 396 horas de observación, grabación de los cantos y toma de los datos de comportamientos asociados a este, en las cuatro bandadas presentes en las 25 ha.

5.5. VOCALIZACIONES Y COMPORTAMIENTO DE *Thamnomanes ardesiacus*

Los cantos de *T. ardesiacus* se definieron por los comportamientos relacionados a cada vocalización, de acuerdo con lo descrito por Wiley (1980).

Mediante el Análisis de Componentes Principales se diferenciaron los cantos de *T. ardesiacus* (Figura 17, Anexo 12). En el eje uno se diferenciaron cuatro cantos: C1, de Formación y Ensamblaje; C2, de Cohesión; C3, Alarma; C4, Forrajeo. Los tres primeros están influenciados por las variables frecuencia mínima (FMIN), duración del canto (T) y el número de notas (NN). El canto uno (C1) tiene un promedio de duración mayor ($\bar{x} = 3.41$ s) con respecto al canto dos (C2) ($\bar{x} = 2.48$ s) y tres (C3) ($\bar{x} = 3.20$ s). Sobre la frecuencia mínima se observa que los tres primeros cantos tienen frecuencias que no varían drásticamente, aunque el canto uno tiene una frecuencia un poco más alta ($\bar{x} = 2953.9$ Hz) comparado con el canto dos ($\bar{x} = 2947.2$ Hz) y el tres ($\bar{x} = 2830.5$ Hz). Se observa también diferencias en el promedio del número de notas de los tres cantos C1 ($\bar{x} = 14.05$ notas), C2 ($\bar{x} = 9.5$ notas), C3 ($\bar{x} = 13$ notas) (Tabla 4). En el canto cuatro (C4) se observa dos grupos de vocalizaciones. El primer grupo está compuesto por una nota, con una frecuencia fundamental menor ($\bar{x} = 2519$ Hz) comparado con el otro grupo de 2 y 3 notas ($\bar{x} = 4139.8$ Hz). Además se observa que la duración del canto del primer grupo de una nota es más corto ($\bar{x} = 0.68$ s) comparado con el otro grupo de 2 y 3 notas ($\bar{x} = 0.92$ s) (Tabla 4)

Con el análisis de ANOVA de Un Factor se analizaron los cantos antes identificados con respecto sólo al número de notas. Se observan que los tipos de cantos varían de 1 a 17 notas (Figura 18, Anexo 13). Esto se visualiza mejor con la prueba de significación de Tukey al 0.05% donde se pueden distinguir dos rangos: En el primero están los cantos con mayor número de notas (11 a 17), entre los cuales no hay diferencias significativas ($p = 0.057$ %), mientras que en el segundo rango se agrupan los cantos con menor número de notas (1 a 3), entre los cuales no hay diferencias significativas ($p = 0.336$ %).

Con estos análisis se diferenciaron cuatro tipos de cantos que vocaliza *Thamnomanes ardesiacus*, el nombre que se les da a cada canto se atribuye a los comportamientos asociados a estos:

5.5.1. Canto de Formación y Ensamblaje (C1) se describe al canto con este nombre porque es emitido por *Thamnomanes ardesiacus* sólo al amanecer (6h00 a 6h20) al llegar al sitio de formación. Lo hace perchado en ramas descubiertas de vegetación, en zonas altas del sotobosque (10 m aprox.) durante 10 instancias vocalizó 16 veces en 1 minuto con intervalos de 1.5 minutos cada instancia ($n = 60$ observaciones). Estas vocalizaciones con las del líder *T. caesi* atraen la presencia de las especies núcleo ($\bar{x} = 11$). Ridgely y Greenfield (2001) describen a este canto como una serie de notas armoniosas ($\bar{x} = 12$) que aceleran con claridad y suben de tono de manera ascendente antes de culminar (Tabla 5).

Wiley (1980), grabó los cantos de *T. ardesiacus* en las bandadas mixtas de bosques tropicales de la reserva natural Raleighvallen en Suriname y en la reserva biológica Limoncocha Napo-Ecuador, y señala que durante 17 instancias el notó que *T. ardesiacus* vocalizó durante 10 segundos, 11 veces el canto de Formación- Ensamblaje, mientras que *T. caesi* vocalizo nueve veces; y que al terminar de vocalizar el líder, vocaliza *T. ardesiacus* cinco veces más, en frecuencias muy altas. Esto ocurrió al iniciar las jornadas diarias y afirma que las dos especies congénéricas (*T. ardesiacus* y *T. caesi*) tienen roles cooperativos, ambas dan las señales de formación para que las demás especies sean atraídas a formar la bandada al amanecer.

5.5.2. Canto de Cohesión (C2): se describe al canto con este nombre porque es emitido durante el desplazamiento de la bandada de un lugar de forrajeo a otro o cuando la bandada va a retomar su actividad de movimiento después de haber estado “refugiada” por la

presencia de algún tipo de peligro (esto se describe más adelante). Este canto es emitido durante todo el día no tiene un patrón definido como el C1 de formación y ensamblaje. Las bandadas pueden desplazarse aproximadamente 17 instancias durante la mañana de 6h30 a 11h00, durante el movimiento de un lugar de forrajeo a otro *T. ardesiacus* vocaliza este canto 21 veces en un minuto y al llegar al sitio continúa vocalizando por dos minutos más ($n = 80$ observaciones). Se observa que esta vocalización mantiene a las especie en contacto. Ridgely y Greenfield (2001) describen a este canto como una serie que de notas armoniosas ($\bar{x} = 8.5$) que van aumentando el tono hasta el final (Figuras 19 y 20). Baquero (2003) analizó los cantos y el comportamiento del líder *T. caesius* en las bandadas mixtas presentes en la parcela contigua a este estudio en el Yasuní y juntamente con Tobar (2006) afirman sobre la importancia de la presencia de *T. ardesiacus* cuando el líder emite la señal de movimiento hacia otro lugar de forrajeo e inmediatamente se desplaza sin dar una señal de cohesión a la bandada para dirigirse juntos. Es en esas instancias *T. ardesiacus* vocaliza este canto de cohesión continuamente, dando señales a los demás participantes de permanecer juntos para dirigirse a ese lugar de forrajeo. Wiley (1980) realizó un monitoreo de esta vocalización durante 30 s, y notó que las vocalizaciones de cohesión de *T. ardesiacus* se repiten continuamente con alta frecuencia, mientras que las vocalizaciones de *T. caesius* son de dirección de 1 a 3 veces, más no se detecta que sean con el mensaje de mantener al grupo unido. Se observó lo dicho por Wiley (1980) que las dos especies de *Thamnomanes* ejercen roles cooperativos en las bandadas mixtas de sotobosque.

5.5.3. Canto de Alarma (C3): se lo nombró de esta manera porque ha sido registrado sólo en momentos de peligro o defensa de territorio. Ridgely y Greenfield (2001) describen este canto como una serie de notas armoniosas ($\bar{x} = 12.14$) que suben de tono de manera

ascendente y al final culmina en un gruñido (Figura 21 y Tabla 5). Ragusa-Netto (2000, 2002) realizó un estudio de bandadas mixtas en “campo cerrado” Brasil y describe a las vocalizaciones de alarma como una respuesta evasiva e instantánea algún peligro presente; comparándolas con los canto de formación y cohesión, se distinguen debido a la ausencia de respuestas evasivas.

Se registró este canto en la salida de junio del 2007 a las 9h15, cuando la bandada uno detectó la presencia del Gavilán Blanco, *Leucopternis albicollis*, asechándolos a 35 metros de altura, alrededor de la línea E'640 (Figura 25). Cabe recalcar que este depredador no anuncia su llegada y es tan silencioso que parece imperceptible. Se pudo detectar su presencia por los cantos de alarma emitidos por *T. caesi*us y *T. ardesiacus* que motivó a que la bandada se desplace hacia el extremo contrario al peligro, hacia la parte baja del sotobosque y permanecer en silencio. No se presenció ningún ataque a la bandada. Mientras la bandada permanece “escondida” se podría decir “refugiada”, *T. ardesiacus* emite unas vocalizaciones erráticas descritas por Ridgely y Greenfield (2001) como gruñidos o descritos también por Wiley (1980) como “kreer” que las define como señales de contacto (descritos más adelante) hasta que el peligro se vaya y reanuden su actividad con la señal de dirección del líder.

Se registró el canto de alarma en la salida de enero del 2008 a las 11h20 cuando la bandada dos detectó la presencia del Halcón Montés lineado, *Micrastur gilvicolis*, asechando a la bandada en la línea C'900. *T. ardesiacus* y *T. caesi*us emitieron las vocalizaciones de alarma y la bandada tuvo el mismo comportamiento descrito anteriormente. Este halcón permaneció durante 4 minutos a 15 metros, observando a su alrededor pero no se observó ningún ataque a la bandada.

Los cantos de alarma se registraron también cuando una bandada mixta de monos ardilla (*Saimiri sciureus*) ($n = 6$) y monos capuchinos de cara blanca (*Cebus albifrons*) ($n = 9$) se

acercaron a la bandada mixta dos y cuatro mientras estas forrajeaban ($n = 3$ observaciones). *T. ardesiacus* y *T. caesi*us emitieron las vocalizaciones de alarma y las bandadas tuvieron el mismo comportamiento descrito anteriormente.

Las vocalizaciones de alarma ocurren siempre y cuando una bandada mixta se encuentra con otra y se marca un límite de territorio en ese lugar. La defensa es comunal cuando dos bandadas mixtas se encuentran, el líder inmediatamente emite el canto de alarma seguido de *Thamnomanes ardesiacus* y las especies núcleo. En estos encuentros se observa a *T. ardesiacus* con una postura erguida, agresiva y desafiante frente al oponente conespecífico (usualmente macho), mostrando movimientos de la cabeza de abajo hacia arriba, aleteos temblorosos y la cola abierta como abanico; vocaliza hasta 18 veces seguidas por minuto. En las cuatro bandadas se observaron encuentros ($n = 7$ observaciones) tiempo aproximado es de 20 minutos, puede ser menor o extenderse hasta que una de las dos bandada mixta se retire y se marca un límite en ese lugar. Aleixo (1997) realizó un estudio de bandadas mixtas en un bosque tropical al sudeste de Brasil donde observó que las hembras de las dos especies de *Thamnomanes* y de *Myrmotherua* se unen también a estas posturas y a los cantos de territorialidad.

5.5.4. Llamada de Forrajeo o de Contacto (C4): se ha registrado esta vocalización mientras *T. ardesiacus* permanece con la bandada en un lugar forrajeando o “refugiados” por la presencia de algún depredador. Las vocalizaciones del líder disminuyen o son nulas, al llegar al lugar de forrajeo, mientras que *T. ardesiacus* vocaliza de manera repetitivas sin un patrón definido, lo hace en intervalos irregulares en los que se ha registrado de cinco a siete veces por minuto. Ridgely y Greenfield (2001) describen esta llamada como un “gruñido” estridente y áspero que puede tener de 1 a 3 notas cada vocalización. Wiley (1980) lo describe como un explosivo “kseea” que varía en intensidad, algunas veces de

manera tranquila y otras muy fuertes. Usualmente emite este llamado sólo en el momento mientras vuela y percha en una nueva rama mientras forrajea; prefiere ramas descubiertas de vegetación, permanece perchado con una postura erguida como una especie conocida como “tiránido”, hasta visualizar un insecto en el aire o sobre un sustrato, para salir a capturarlo y volver a perchar (no siempre regresan a la misma rama) ($n = 30$ observaciones) (Figura 22 y Tabla 5).

Buitrón (2005), encontró diferencias con respecto a la altura promedio de forrajeo, de las dos especies de *Thamnomanes*, y señala que estas dos especies se ubican separadas verticalmente a una altura de 7.4 metros en *T. caesi*us y 4.0 metros en *T. ardesiacus*. Esto también observó Shulenberg (1983) y Thiollay (1988) en las bandadas mixtas de bosques tropicales en la localidad Madre de Dios en Perú y Río Linares en la Paz-Bolivia, y en la reserva natural de Nourages en Guyana, donde encontraron que estas especies, estuvieron separadas verticalmente a una altura 7.39 metros en *T. caesi*us y 3.10 metros en *T. ardesiacus*. Atribuyen que estas diferencias podrían estar relacionadas con el rol de cada especie en las bandadas mixtas. El líder al perchar a mayor altura, podría darle ventaja como centinela, y a *T. ardesiacus* a menor altura le permitiría mantener la cohesión del grupo.

Se puede observar la gran influencia de las vocalizaciones y comportamiento de *Thamnomanes ardesiacus*, en las bandadas mixtas de sotobosque. La función principal de esta especie es la cohesión. Mantiene al grupo unido con movimientos y llamadas continuas de contacto. Además la cooperación que tienen sus cantos y comportamientos con el líder, para la formación, composición y estabilidad de las bandadas mixtas de sotobosque en el Yasuní (Thiollay y Jullien, 1998; Alves y Cavalcanti, 1996; Hutto, 1994; Stotz, 1993; Powell, 1985). Con respecto al comportamiento se lo describe como una

especie sociable, ocupa posiciones delanteras durante el movimiento de la bandada, cerca del líder y tienen la capacidad de percibir algún peligro o depredador (Ragusa, 2002; Munn y Terborgh, 1979; Greig, 1978). Realiza junto al líder displays agresivos frente a otra bandada mixta con sus oponentes conespecíficos. Es decir que puede asumir las funciones del líder temporalmente, cuando éste no se encuentra en la bandada (Hutto, 1994).

Munn y Terborgh (1979), describen a *Thamnomanes ardesiacus* y *T. saturninus* (especie presente al sur del Amazonas y este del Ucayali, zona oriental del Perú) como especies que pueden liderar a las bandadas mixtas de sotobosque sólo en ausencia de las especies congénéricas *Thamnomanes caesius* y *T. schystogynus* (presentes norte del Amazonas y oeste del Ucayali), Ecuador y Perú respectivamente (Baquero, 2005; English, 1998; Wiley, 1980). Esto permite definir a *Thamnomanes ardesiacus* como el sub-líder de las bandadas mixtas de sotobosque del bosque tropical Yasuní Amazonía Ecuatoriana.

Powell (1979) concluye que la formación, composición y cohesión de las bandadas mixtas depende en las respuestas entre las aves (señales interespecíficas); estas respuestas son vocalizaciones que les permite coordinar actividades a los miembros del grupo y mantenerse juntos (Krams, 2010; Buskirk, 1976). Kroodsma y Byers (1991) señalan que las aves que tienen plumaje poco llamativo o dimorfismo sexual no tan marcado, desarrollan cantos más llamativos y complejos. Esto les permite conectarse a grandes distancia a través de una densa cobertura vegetal. (Rivera, 2007; Nowicki *et al.*, 2004; Kroodsma *et al.*, 1991).

5.6. RIQUEZA DE BANDADAS MIXTAS DE SOTOBOSQUE EN 100 HA

Se hizo una recopilación de los trabajos de Tobar (2005), Buitrón (2006), Erazo (2010) hasta la presente investigación, para determinar la riqueza de aves en toda la parcela de 100 ha de sotobosque del Yasuní-Amazonía ecuatoriana. Se identificó en total 15 bandadas mixtas con 143 especies, en 21 familias y 93 géneros (Tabla 6 y Figura 24). Con un promedio de 50 especies. Cinco bandadas registraron más de 60 especies y cuatro bandadas registraron menos de 40 especies.

Las familias mejor representadas son *Thamnophilidae* ($n = 40$) con el género mejor representado es *Myrmotherula* ($n = 12$) (30 %), seguido de las familias *Dendrocolaptidae* y *Thraupidae* ($n = 14$), cada una, *Furnnaridae* ($n = 13$), *Tyrannidae* ($n = 12$). Las familias con menor número de especies (< 10) son: *Picidae*, *Pipridae*, *Bucconidae*, *Trogonidae*. Hay 13 familias que están representadas con menos de 5 especies (*Troglodytidae*, *Contingidae*, *Icteridae*, *Ramphastidae*, *Conopogagidae*, *Turdiade*, *Vireonidae*, *Poliopitilidae*, *Fringilidae*, *Capitonidae*, *Galbulidae*, *Cardinalidae*, *Cuculidae*).

Thamnomanes caesius. y *T. ardesiacus* están liderando las 15 bandadas mixtas identificadas. Buitrón (2005) y Tobar (2006) clasificaron la composición de especies que identificaron de acuerdo al tiempo en que las especies participan en las bandadas siguiendo los lineamientos de Terborgh *et al.* (1990) e English (1998), y concluyen que la composición de especies núcleo en las ocho bandadas mixtas (A hasta H) es la misma ($n = 10$), mientras que Erazo (2010) clasificó a las especies que componen las bandadas mixtas que identificó de acuerdo a la densidad poblacional y al tamaño de su territorio; de acuerdo a esto reporta que la composición de especies núcleo para las cinco bandadas mixtas (I hasta L) es la misma ($n = 5$) (Tabla 7). Con esta investigación siguiendo los lineamientos de Terborgh *et al.* (1990) e English (1998) se identificó que la composición de especies

núcleo (11 ± 0.8) tiene el 90.9 % de similaridad. La banda mixta L* fue estudiada con apoyo de Ma. José Erazo en el 2009; en su investigación reporta 33 especies, pero el esfuerzo de muestro para esta bandada se extendió hasta el 2010 con esta investigación donde se reportan en total 52 especies.

Las bandadas mixtas de sotobosque en el Yasuní que se han descrito en esta investigación están compuestas por una gran riqueza de especies ($n = 143$), esto lo identificó también English (1998) quien encontró 120 especies en 15 bandas en una parcela de 100 ha, en el km 37 (vía NPF-Pompeya-Yasuní). Analizando esta riqueza encontrada con las bandadas mixtas reportadas en otros lugares, Munn (1985) analizó 96 especies en 10 bandadas mixtas del bosque tropical en Cocha Cashu-Perú. Thiollay y Jullien (1998) estudiaron 46 especies en bandadas mixtas en un bosque tropical de la reserva Nouragues en Guyana Francesa. Develey y Stouffer (2001) reporta 75 especies en 15 bandadas mixtas en bosque tropical al norte de Manaus en Brasil. Stotz (1993) reporta 117 especies en 218 bandadas mixtas en un bosque tropical fragmentado al sur este de Brasil.

5.7. OBSERVACIONES ADICIONALES

5.7.1. OBSERVACIÓN DE UN NIDO

En enero y febrero aumentan las precipitaciones en el bosque tropical Yasuní que se extienden hasta el mes de junio y con esto el incremento en la abundancia de insectos, siendo un momento óptimo para el inicio de la estación reproductiva para los miembros de las bandadas mixtas de sotobosque. No se registra mayor información sobre la reproducción y tiempos de anidación de estas aves pero Canaday (1997) describe que los insectívoros anidan únicamente en el interior del bosque y que el tamaño de la nidada puede ser de uno o dos huevos y el tiempo de incubación varía entre 10 a 15 días.

El 23 de junio del 2009 se encontró el nido de *Myrmotherula erythrura*. Ridgely y Greenfield (2001) describen a esta especie como el Hormiguerito colirrufo, es pequeño mide 11,5 cm. El iris es de color rojo anaranjado, el largo de la cola es mayor comparado con las otras especies de su género. La hembra es de color pardoaceitunado en el dorso y en el vientre, la cola tiene un color rojo oscuro llamativo. Las alas lucen blancoateadas en la punta, formando dos franjas de lunares. La garganta y pecho es gris. El macho es parecido a la hembra en los colores de la parte dorsal. El es único *Myrmotherula* que no tiene el sector gutural (la garganta) contrastante. Se lo observa en parejas o grupos reducidos, acompaña a las bandadas mixtas y forrajea buscando entre hojas muertas enroscadas, se lo ha observado buscando alimento en estratos altos del sotobosque. El canto es agudo como un chillido, semejante a un colibrí.

El nido se ubicó en la línea D' 750 a 70 metros del sitio de formación, en una zona de varzea, (bosque que se inunda temporalmente). Se encontró a 2.20 metros de altura en un vértice entre dos ramas de un árbol. Está formado de restos de hojas y pedazos de ramas entrelazados, mide de 5 a 6 cm de diámetro y más delgado hacia arriba, 6 cm de largo, poco profundo, de forma redondeada. Muy bien camuflado con hojas secas en la apertura del nido (Anexo 14 y 15).

A las 6h50 empezó la observación, se encontró a la hembra sola, empollando (Anexo 16), a las 7h08, el macho aparece volando cerca al nido sin emitir vocalizaciones y se queda perchando en un árbol frente al nido, observando durante 3 s en dirección del nido y se va volando.

A las 7h20 regresó el macho con una polilla en el pico, se posó en una rama alta del mismo árbol donde estaba el nido, miró por unos segundos a su alrededor, dándose las vueltas, saltando en la misma rama, bajó a la rama que conecta con el nido y se acercó a la hembra y le dio de comer, se quedó parado en el nido 6 s y salió. La hembra continúa empollando bien metida en el nido.

A las 7h40 regresó el macho se posó en el árbol de al frente del nido en una rama alta, observó a su alrededor algunos segundos y se cruzó al árbol donde estaba el nido y se acercó con un díptero en el pico a alimentar a la hembra y se fue enseguida (Anexo 17 y 18).

A las 8h00 regresó el macho a alimentar a la hembra con un díptero e hizo el procedimiento descrito anteriormente. A las 8h15 se escuchó una bandada mixta de aves de sotobosque cerca, lo más seguro es que haya sido la bandada uno ya que el nido está en su territorio. Se observó al macho salir del nido y volar en dirección de la bandada mientras que la hembra permaneció empollando. A las 8h20 regresó el macho se posó en una rama del árbol frente al nido. Emitió una vocalización y la hembra salió muy despacio del nido y ambos se alejaron del nido. Se los observa forrajeando a 40 metros durante 2 a 3 minutos y se observó a la hembra regresar a empollar la nidada.

Son las 8h40 el macho se acercó al nido perchando en el árbol cercano y observar a su alrededor por 8 segundos, no se acerca al nido, más bien vuela hacia la bandada mixta uno que continua forrajeando a 90 m del nido. A las 9h10 regresa al nido con un insecto en el pico primero se para en la rama a la que el nido está sostenido, mira por 3 s a su alrededor y se acerca a darle de comer a la hembra.

A las 9h35 no se observa ningún movimiento alrededor del nido, pero se observa que la hembra no se ha movido de este. A las 9h40 aparece el macho con un díptero en el pico y se acerca de igual forma a alimentar a la hembra. El macho se alertó al escuchar un ruido repentino, porque se cayó parte el equipo para la observación e hizo ruido; este voló rápidamente y regresó 10 segundos más tarde y se posó en la parte alta del árbol donde está el nido y permaneció en alerta observando y moviéndose de un lado a otro durante 45 minutos.

A las 11h00 se observó a la hembra dejar el nido, y a las 11h20 se observó al macho acercarse de manera cuidadosa al nido y quedarse empollando. A las 11h30 llegó la hembra y permaneció en una rama alta del mismo árbol donde está el nido hasta las 12h00 que se tomó el registró y no hubo otro movimiento.

Se observó comportamientos similares durante los tres días siguientes, al cuarto día no se observó ningún movimiento desde las 6h00 hasta las 9h35 fue entonces que se detectó que había algún problema. Se decidió acercarse al nido y poder tomar fotos y observar lo que pasaba en su interior. Se encontró que no había nada en su interior. El nido estaba intacto, no había presencia de ruptura o de daño por alguna parte. Se buscó en el suelo tratando de encontrar alguna pista de lo que podría haber pasado, pero no había nada. A las 10h00 se observó la llegada de uno de los padres al nido, se acercó cautelosamente y no encontró nada en el interior, permaneció 1 minuto y no regresó más. Al siguiente día no se observó ningún movimiento de 6h00 a 11h00. Durante los días de observación no se escuchó vocalizaciones de pichón.

Munn y Terborgh (1979) describió el comportamiento reproductivo en *Thamnophilus schistaceus* un insectívoro que forrajea con las bandadas mixtas en el Parque Nacional Manú en el Perú. Reportan que en la primera temporada de cría los padres tienden a

participar menos en bandadas mixtas. Cuando una bandada mixta pasa cerca del nido, uno de los padres se une a esta y forrajea con el grupo hasta una distancia de 100 m del nido, luego regresa y se intercambia con el otro padre. Cuando el juvenil está aprendiendo a volar los padres pasan tiempo en los lianeros, y pueden acompañar a las bandadas mixtas en las rutas hasta que sea un adulto y salga a buscar ser miembro de otra bandada. El canto en estas aves es heredado, se escucha al juvenil vocalizar bastante similar al adulto.

5.7.2 PRESENCIA DE LA ARDILLA *Microsciurus flaviventer*

Buitrón (2005) y Tobar (2006) identificaron la presencia de la ardilla *Microsciurus flaviventer* mientras las bandadas mixtas permanecen durante 10 a 12 minutos en un sitio de forrajeo. Clasifican a esta ardilla como especie seguidora ocasional de las bandadas mixtas, la cual no provoca ninguna alteración o peligro a las especies de aves que están en las bandadas. Además reportan que estas asociaciones ocasionales son comunes en Asia donde se han registrado hasta tres especies de ardillas que siguen regularmente a las bandadas mixtas de aves insectívoras.

En enero del 2008 se identificó la presencia de *Microsciurus flaviventer* forrajeando con la bandada uno alrededor de la línea E'600 a las 10h25, se la observó subiendo y bajando constantemente de los arboles, tomando el néctar de los troncos, a 4 metros del suelo mientras la bandada forrajea en el sotobosque (Anexo 19).

6. CONCLUSIONES

En la parcela de 25 ha estudiadas se encontró cuatro bandadas mixtas de sotobosque con un total de 109 especies.

Los cantos de *Thamnomanes ardesiacus* se clasifican en cuatro tipos: 1. Formación y Ensamblaje, 2. Cohesión, 3. Alarma y 4. Forrajeo, asociados a sus comportamientos.

En el área total de 100 ha hay 15 bandadas mixtas del sotobosque con un total de 143 especies.

7. RECOMENDACIONES

Se sugiere se realicen análisis sobre los ciclos reproductivos, tamaño de la nidada e índices de mortalidad en las aves que componen las bandadas mixtas de sotobosque. Además sería muy interesante realizar análisis moleculares que permita entender a nivel genético que les confiere la posición de líder y sublíder frente a una bandada a las especies de *Thamnomanes*.

8. LITERATURA CITADA

- Albuja, L. 2011. Fauna de Guiyero Parque Nacional Yasuní, Revista de la Escuela Politécnica Nacional 189:65-77.
- Aleixo, A. 1997. Composition of mixed-species bird flocks and abundance of flocking species in a semideciduous forest of southeastern Brazil. PG-Ecologia, Departamento de Zoologia 61:83-97.
- Amaral, P.P., Ragusa N. J. 2008. Bird mixed-flocks and nuclear species in a tecoma savanna in the Pantanal. Braz.J.Biol 68:511-518.
- Ande, O. 1972. Studies of ant-following birds north of the eastern Amazon. Act Amazonica 2:127-151.
- Baptista, L., Martinez, J, E. 2002. La investigación bioacústica de las aves del Archipiélago de Revillagigedo: un reporte de avance. Huitzil 3.
- Baquero, L. 2003. Estructura y Función de algunas vocalizaciones de *Thamnomanes caesius* (Thamnophilidae), líder de bandadas mixtas de sotobosque del bosque tropical, en el Parque Nacional Yasuní. Tesis de Licenciatura, Pontificia Católica del Ecuador, Quito, Ecuador
- Barnard, C. J., Thompson, D. B. A. 1985. Gulls and plovers: The ecology and behavior of mixed-species feeding groups. Croom Helm, London.
- Bass, M., Finer, M., Jenkins, C., Kreft, H., Cisneros-Heredia, D., McCracken, S., Pitman, N., English, P., Swing, K., Villa, G., di Fiore, A., Voigt, C., Berner, T.O., Grubb, T.C. 1985. An Experimental Analysis of Mixed Species Flocking in Birds of Deciduous Woodland. Ecology 4:1229- 1236.
- Bioacoustics Research Program. 2005. Raven Pro: Interactive Sound Analysis Software Version 1.2.1, Computer software. Ithaca, NY: The Cornell Lab of Ornithology. [En línea] <http://www.birds.cornell.edu/raven>. [Consulta: Noviembre 2011]
- Blake, J.G. 2007. Neotropical forest bird communities: a comparison of species richness and composition at local and regional scales. Condor 109:237-255.
- Buskirk, W.H., Powell, G.V.N., Wittenberger, R.E y Powell, T.U. 1972. Interspecific bird flocks in tropical highland Panama. Auk 89:612- 624.
- Buskirk, W. H. 1976. Social systems in a tropical forest avifauna. American Naturalist 110:293-310.
- Buitrón, J. 2005. Competencia interespecífica en aves de bandadas mixtas de sotobosque en el Parque Nacional Yasuní, Amazonía ecuatoriana. Tesis de Licenciatura, Pontificia

- Canaday, C. 1997. Loss of insectivorous birds along a gradient of human impact in Amazonia. *Biological Conservation* 7:63-77.
- Cañadas, L. 1983. El mapa bioclimático y ecológico del Ecuador. Banco Central del Ecuador, Quito.
- Charif, R. 2005. Raven 1.2.1 User's Manual. Cornell Laboratory of Ornithology, Ithaca, NY, USA. [en línea] <http://www.birds.cornell.edu/raven>. [Consulta: 09 Noviembre- 2011].
- Cody, M.L. 1971. Finch flocks in the Mohave Desert. *Theor. Popul. Biol.* 2: 142-158.
- Davis, D.E. 1946. A seasonal analysis of mixed flocks of birds in Brazil. *Ecology* 27: 168-181.
- Develey, P.F., Stouffer, P.C. 2001. Effects of roads on movements by understory birds in mixed species flocks in Central Amazonian Brazil. *Conservation Biology* 15:1416-1422.
- Dolby, A.S., Grubb Jr., T.C. 1999. Functional roles in mixed-species foraging flocks: a field manipulation. *Auk* 116:557-559.
- Eguchi, K., Yamagishi, S., Randrianasolo, V. 1993. The composition and foraging behaviour of mixed-species flocks of forest-living birds in Madagascar. *Ibis* 135:91-96.
- English, H.P. 1998. Ecology of Mixed-Species Understory Flocks in Amazonian Ecuador. Tesis de Licenciatura. The University of Texas at Austin.
- Erazo, M, J. 2010. Estructura social y dinámica de bandadas mixtas de aves de sotobosque en el parque nacional Yasuní, Amazonía Ecuatoriana. Tesis de Licenciatura, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador.
- Gaddis, P.K., 1980. Bandadas mixtas, Accipiters, y el comportamiento de depredadores. *Cóndor* 82:348-349.
- Gill, F. 2001. Ornithology. Third edition. National Audobon Society. Freeman and company NY 1:215-220.
- Granizo, T. 2009. Etimología de nombres científicos de las aves del Ecuador. Simbioe, Quito, Ecuador.
- Greenberg, R. 2000. Birds of many feathers: the formation and structure of mixed-species flocks of forest birds. En: *On the Move: How and Why Animals Travel in Groups*. Eds. Sue Boinski y P.A. Garber, Pp. 521-568. Princeton University Press, New Jersey, Estados Unidos.
- Greenberg, R. 1990. Ecological plasticity, neophobia, and resource use in birds. *Stud Avian Biol* 13:431-437.

- Greig, S. P. 1978. The formation, structure and function of mixed-species insectivorous bird flocks in West African savanna woodland. *Ibis* 120:284-295.
- Hamilton, W.D. 1971. Geometry for the selfish herd. *J. Theor. Biol* 31:295-311.
- Hammer, Ø., Harper, D. y Ryan P. 2001. Past: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaentol. Elec* 4:9.
- Hutto, R.L. 1994. The composition and social organization of mixed-species flocks in a tropical deciduos forest in western Mexico. *Condor* 96:105-118.
- Idrobo-Medina, C. J., Gallo-Cajiao, E. 2003. Movilidad de aves de sotobosque entre fragmentos de bosque subandino en los Andes colombianos.
- Kinsler, L., Frey, A., Coppens, A. y Sanders, J. 1988. *Fundamentos de Acústica*. Editorial Limusa. Méjico D.F., Méjico.
- Krabbe, N., Nilsson, J. 2003. Programa de audio Aves de Ecuador.
- Krebs, J., Davies, N. 1981. *An introduction to behavioural ecology*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA.
- Kroodsma, D., Byers, B. 1991. The functions of bird song. *American zoologist* 31:318-328.
- Kunz, T. 2010. Global conservation significance of Ecuador's Yasuní National Park. *Plos One* 5:67-87.
- Lack, D. 1954. *The natural regulation of animal numbers*. Clarendon, Oxford, England.
- Laman, T. G. 1992. Composition o mixed-species foraging flocks in a Bornean Rainforest. *Mal. Nat. Journal* 46:131-144.
- Lazarus, J. 1972. Natural selection and the functions of flocking in birds: a replay to Murton. *Ibis* 114: 556-558.
- Marler, P. 2004. Bird Calls-Their Potential for Behavioral Neurobiology. *Annals* 129:8-34.
- Martínez, O. 2003. Composición por especies y uso de sustratos por las bandadas mixtas de aves en un bosque nublado andino de Bolivia. *Ecología en Bolivia* 2:99-120.
- McClure, H. E. 1967. The composition of mixed species flocks in lowland and sub montane forests of Malaya. *Wilson Bulletin* 79:130-154.
- Morrison, L., With, K.A., Timossi, C.I., Milne, K.A. 1987. Composition and temporal variation of flocks in the Sierra Nevada. *Condor* 89:739- 745.
- Morse, D.H. 1970. Ecological aspects of some mixed-species foraging flocks of birds. *Ecol. Monogr* 40:119-168.

- Morse, D. H. 1977. Feeding behavior and predator avoidance in heterospecific groups. *BioScience* 27:332-339.
- Morse, D. H. 1980. Behavioral mechanisms in ecology. Cambridge, Massachusetts Harvard Univ. Press.
- Moynihan, M. 1962. The organization and probable evolution of some mixed-species flocks of Neotropical birds. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 143:1-140.
- Munn, C.A. 1985. Permanent canopy and understory flocks in Amazonia: species composition and population density. *Ornith. Monogr* 36: 683-712.
- Munn, C.A., Terborgh, J.W. 1979. Multi-species territoriality in Neotropical foraging flocks. *Condor* 81: 338-344.
- Murton, R.K. 1971. Why do some bird's species feed in flocks? *Ibis* 113:534-536.
- Monkkonen, M., Forsman, J. T., Hellen P. 1996. Mixed-species foraging aggregations and heterospecific attraction in boreal bird communities. *Oikos* 77:127-136.
- Nicholls, J., Goldizen, A. 2006. Habitat type and density influence vocal signal design in satin bowerbirds. *Journal of Animal Ecology* 75:549-558.
- Nowicki, S., Searcy, W. 2004. Song function and the evolution of female preferences: why birds sing, why brains matter. *Annals of New York Academy of Sciences* 1016:704-732.
- Pearson, D.L. 1977. A pantropical comparison of bird community structure on six lowland forest sites. *Condor* 79: 232-244.
- Powell, G.V.N. 1974. Experimental analysis of the social value of flocking by starlings (*Sturnus vulgaris*) in relation to predation and foraging. *Animal Behav* 22:501-505.
- Powell, G.V.N. 1979. Structure and dynamics of interspecific flocks in a neotropical mid elevation forest. *Auk* 96:375-390.
- Powell, G.V.N. 1985. Sociobiology and adaptive significance of heterospecific foraging flocks in the neotropics. In Burckley, P.A. (Ed.). *Neotropical Ornithology*. *Ornith. Monogr* 36:713-732.
- Powell, G.V.N. 1989. On the possible contribution of mixed species flocks to species richness in neotropical avifaunas. *Behav. Ecol. Sociobiol* 24: 387-393.
- Pravosudov, V. V., T. C. Grubb, JR. 1999. Effects of dominance on vigilance in avian social groups. *Auk* 116:241-246.

- Ragusa, N. J. 2000. Raptors and “campo-cerrado” bird mixed flock led by *Cypsnagra hirundinacea* (Emberizidae: Thraupinae). *Rev. Bras. Biol* 60:461-467.
- Ragusa, N. J. 2000. Vigilance towards raptors by nuclear species in bird mixed flocks in a Brazilian savannah. *Stud. Neotr. F. Env* 37:219-226.
- Ridgely, R., Greenfield, P. 2001. *The Birds of Ecuador, Field Guide*. Cornell University Press. Ithaca, New York.
- Ridgely, S. R., Tudor, G. 2009. *Field Guide to the Songbirds of South America: The Passerines*.
- Rivera, J. 2007. Implicaciones evolutivas de las vocalizaciones de tres especies de Halcones de Bosque: *Herpetotheres cachinnans*, *Micrastur semitorquatus* y *Micrastur buckleyi* en la Amazonía Ecuatoriana. Tesis de Licenciatura, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador.
- Ron, S. R. 2001-2011. Anfibios de Parque Nacional Yasuní, Amazonía ecuatoriana. [en línea]. Ver. 1.7 (2011). Museo de Zoología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador. Quito, Ecuador. <<http://tropicalfrogs.net/yasuni/>> [Consulta: 09 Noviembre-2011].
- Rybczskri, R. 1977. Dynamic aspects of bird flocking: the influence of weather, and patterns of spacial utilization. Ph.D. dissertation Ithaca, Cornell Univ, New York.
- Sánchez, J. 2011a. Introducción al Diseño Experimental. Digital innovación, Quito, Ecuador.
- Sánchez, J. 2011b. Introducción a la Estadística No Paramétrica y al Análisis Multivariado. Digital innovación, Quito, Ecuador.
- Serrano, J. 2009. Comunicación Acústica de Machos y Hembras de *Eleutherodactylus cystignathoides* (Anura: Eleutherodactylidae) en el Centro de Veracruz, México.
- Schulenberg, T. 1983. Foraging behavior, eco-morphology, and systematic of some antshrikes (Formicariidae: *Thamnomanes*). *Wilson Bulletin* 95:505-520.
- Stotz, D.F. 1993. Geographic variation in species composition of mixed-species flocks in lowland humid forests in Brazil. *Zoologia* 38:61-75.
- Stouffer, P.C., Bierregaard, L. 1995. Use of Amazonian forest fragments by understory insectivorous birds. *Ecology* 76:2429-2445.
- Starford, J., Stouffer, P.C. 1999. Local Extinctions of terrestrial insectivorous birds in a fragmented landscape near Manaus, Brazil. *Conservation Biology* 13: 1416-1423.
- Sullivan, K. A. 1984. The advantages of social foraging in Downy Woodpeckers. *Animal Behaviour* 32:16-22.

- Terborgh, J., Robinson, S., Parker, T., Munn, C., Pierpont, N. 1990. Structure and organization of an Amazonian forest bird community. *Ecological Monographs* 60: 213-238.
- Terborgh, J. 1990. Mixed flocks and polyspecific associations: costs and benefits of mixed groups of birds and monkeys. *American Journal of Primatology* 21: 87-100.
- Thiollay, J.M. 1988. Comparative foraging success of insectivorous birds in tropical and temperate forest: ecological implications. *Oikos* 53: 17-30.
- Thiollay, J. M., Jullien, M. 1998. Flocking behavior of foraging birds in a Neotropical rain forest and the atipredator defence hypothesis. *Ibis* 140: 382-394.
- Valencia, R., R. B. Foster, G. Villa, R. Condit, J. Svenning, C. Hernández, K. Romoleroux, E. Losos, E. Magard, y H. Baslev. 2004. Tree species distributions and local habitat variation in the Amazon: large forest plot in eastern Ecuador. *Journal of Ecology* 92:214-229.
- Waide, B., Naris, P. 1988. Tropical forest bird count and the effect of sound attenuation. *Auk* 105:296-302.
- Wiley, R. H. 1980. Multispecies antbird societies in lowland forests of Surinam and Ecuador: stable membership and foraging differences. *J. Zool., London* 191:127-145.
- Willis, E. O. 1972. Do birds flock in Hawaii, a land without predators. *Calif. Birds* 3:1- 8.
- Willis, E.O.1989. Mimicry in bird flocks of cloud forest in southern Brazil. *Rev. Bras. Biol* 49:615-619.
- Winterbottom, J. M. 1943. On woodland bird parties in northern Rhodesia. *Ibis* 85:437-442.
- Winterbottom, J. M. 1949. Mixed bird parties in the tropics, with special reference to Northern Rhodesia. *Auk* 66:258-263.

DECLARACIÓN Y AUTORIZACIÓN

Yo, María Isabel Ojeda García, con cédula de identidad No. 1717053944, autora del trabajo de graduación titulado: “Composición de bandadas mixtas de sotobosque en 25 ha del Parque Nacional Yasuní, Amazonía Ecuatoriana y la influencia del canto de *Thamnomanes ardesiacus* (Thamnophilidae) en su cohesión” previa a la obtención del grado académico de LICENCIADA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS en la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales:

- 1.- Declaro tener pleno conocimiento de la obligación que tiene la Pontificia Universidad Católica del Ecuador, de conformidad con el artículo 144 de la Ley Orgánica de Educación Superior, de entregar a la SENESCYT en formato digital una copia del referido trabajo de graduación para que difusión pública respetando los derechos de autor.
- 2.- Autorizo a la Pontificia Universidad Católica del Ecuador a difundir a través del sitio web de la Biblioteca de la PUCE el referido trabajo de graduación, respetando las políticas de propiedad intelectual de Universidad.

Quito, 30 de noviembre del 2011

Ma. Isabel Ojeda García

1717053944

9. FIGURAS

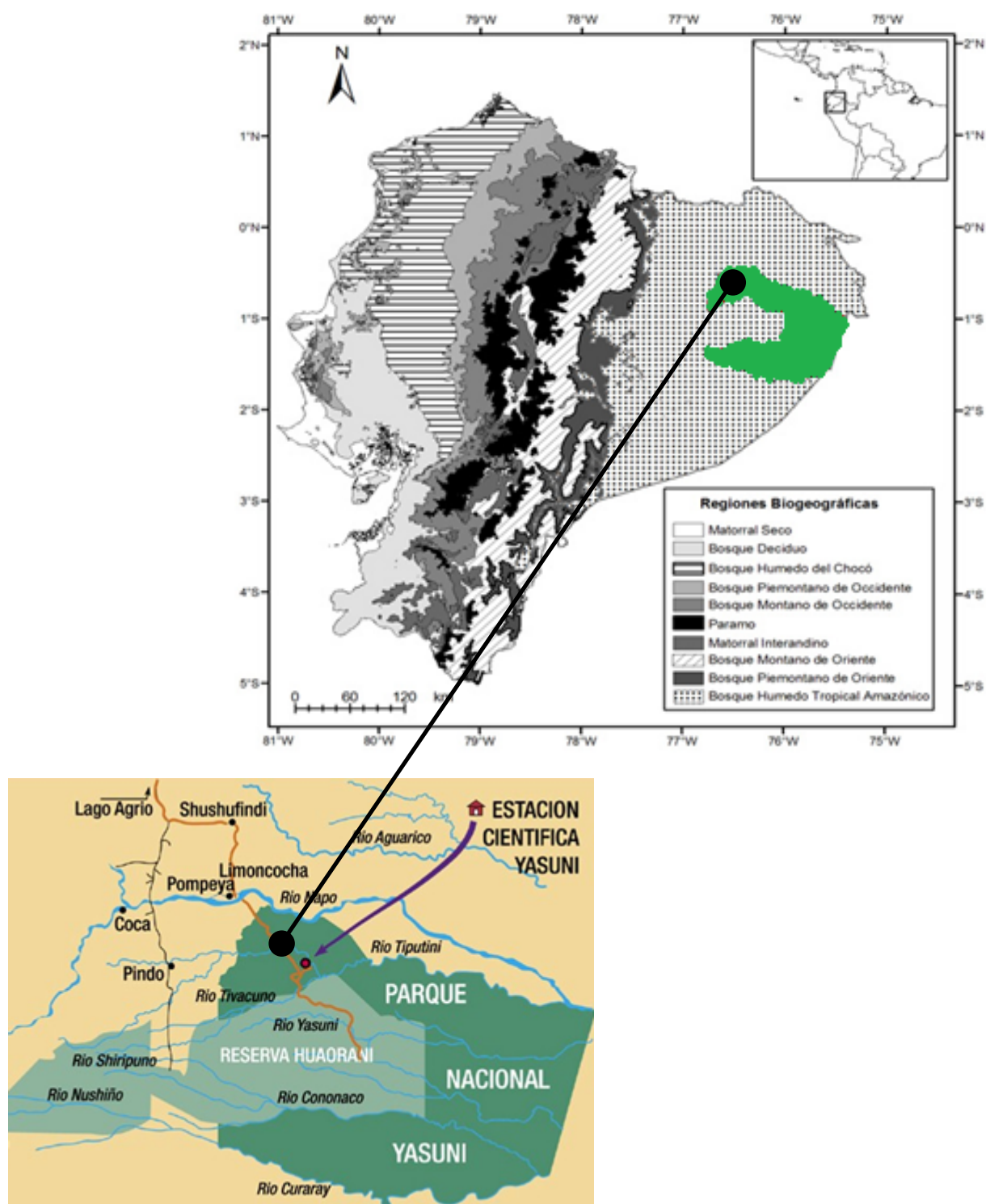


Figura 1. Ubicación del Parque Nacional Yasuní en el mapa de regiones biogeográficas del Ecuador. Este mapa es una versión simplificada del mapa de Sierra (1999, elaborada por Ron *et al.* en prensa). PNY se muestra en color verde (arriba y abajo).

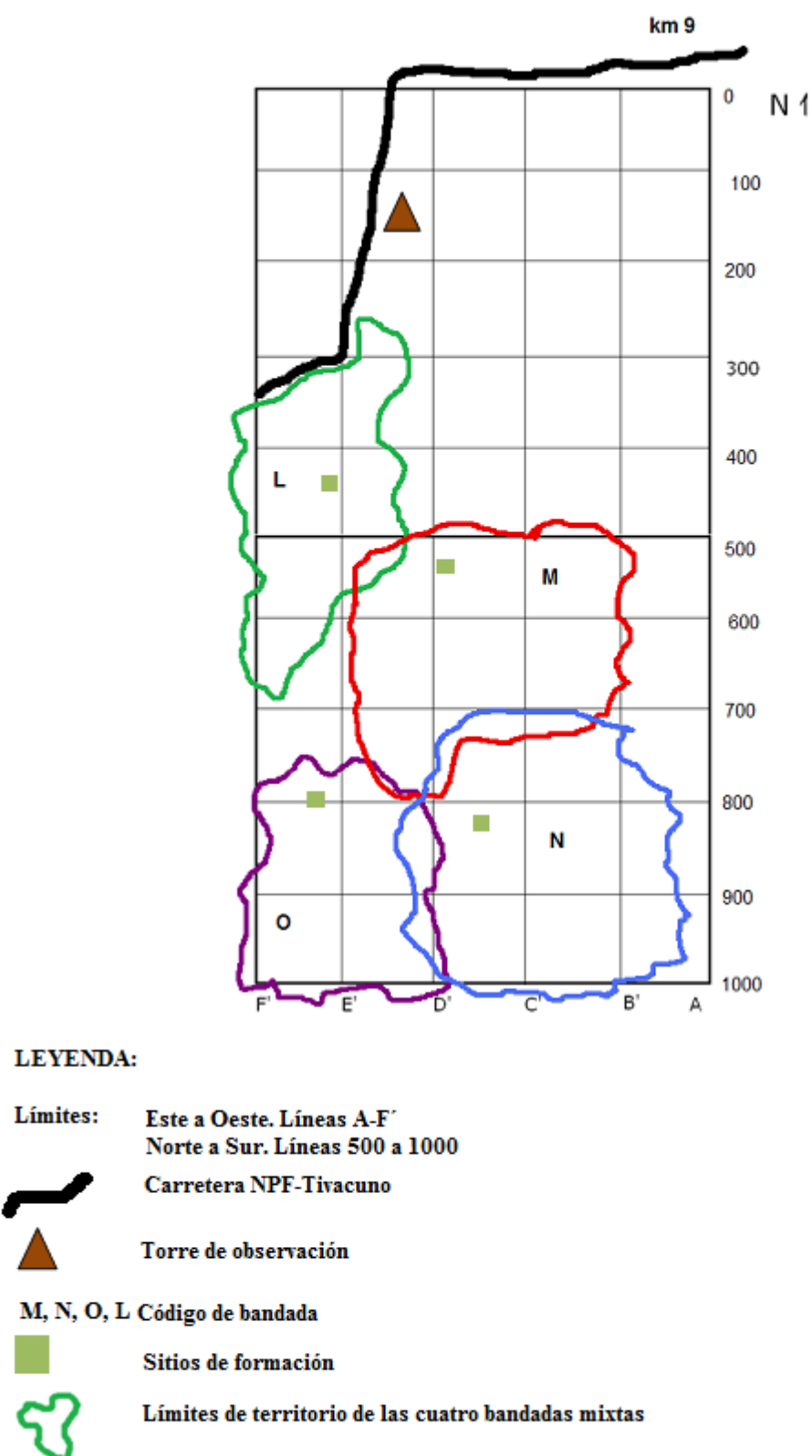


Figura 2. Mapa de distribución y territorios de las 4 bandadas mixtas de sotobosque identificadas en esta investigación, en la parcela de 25 ha, ubicada en el km 8 1/2 vía NPF-Tivacuno, Parque Nacional Yasuní.

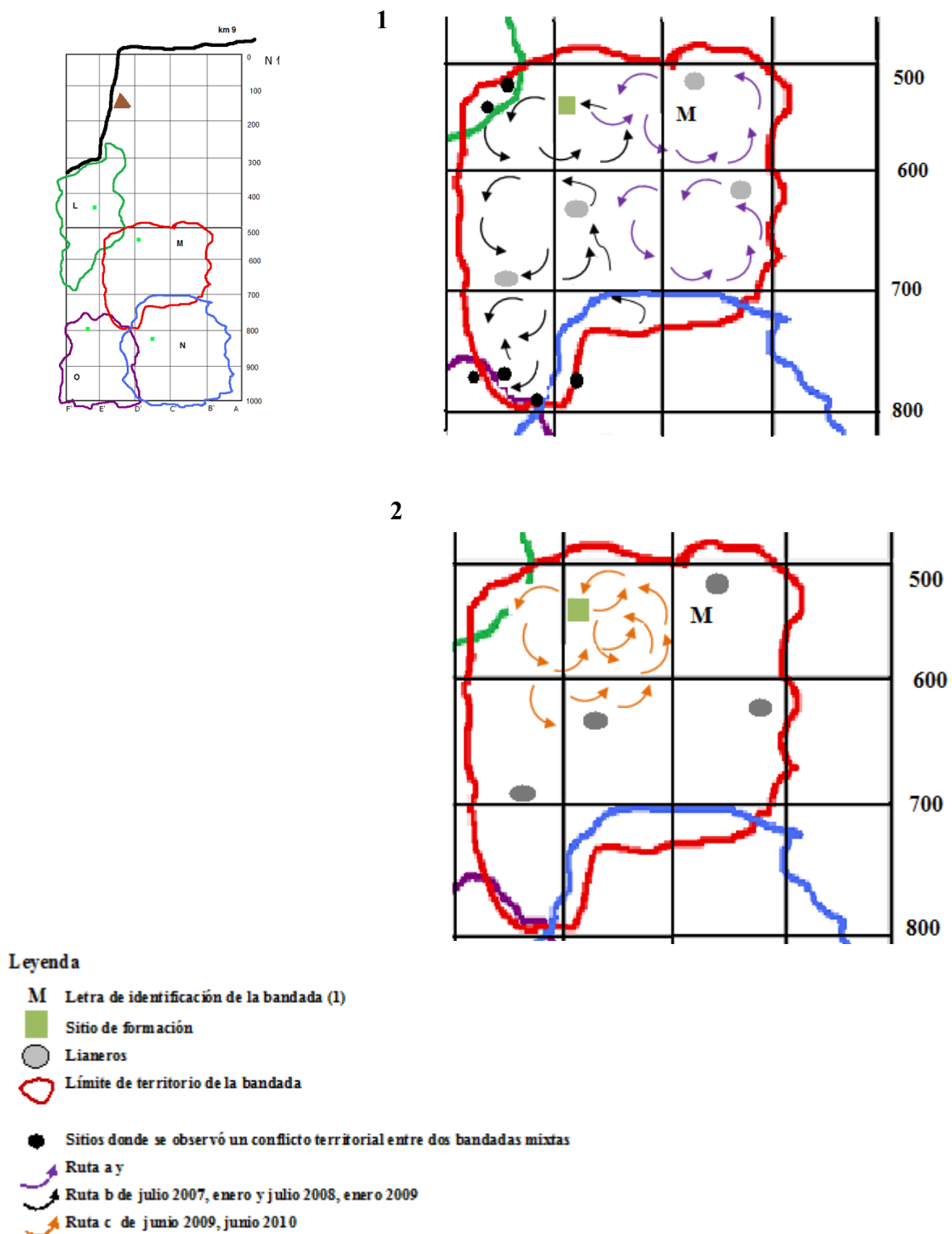


Figura 3. Rutas de desplazamiento de la bandada mixta 1(M) trazadas durante el seguimiento a la bandada de 6h00 a 12h00 y de 14h00 a 17h00 en época de menor precipitación (1) ruta a y b; en época de mayor precipitación (2) ruta c.

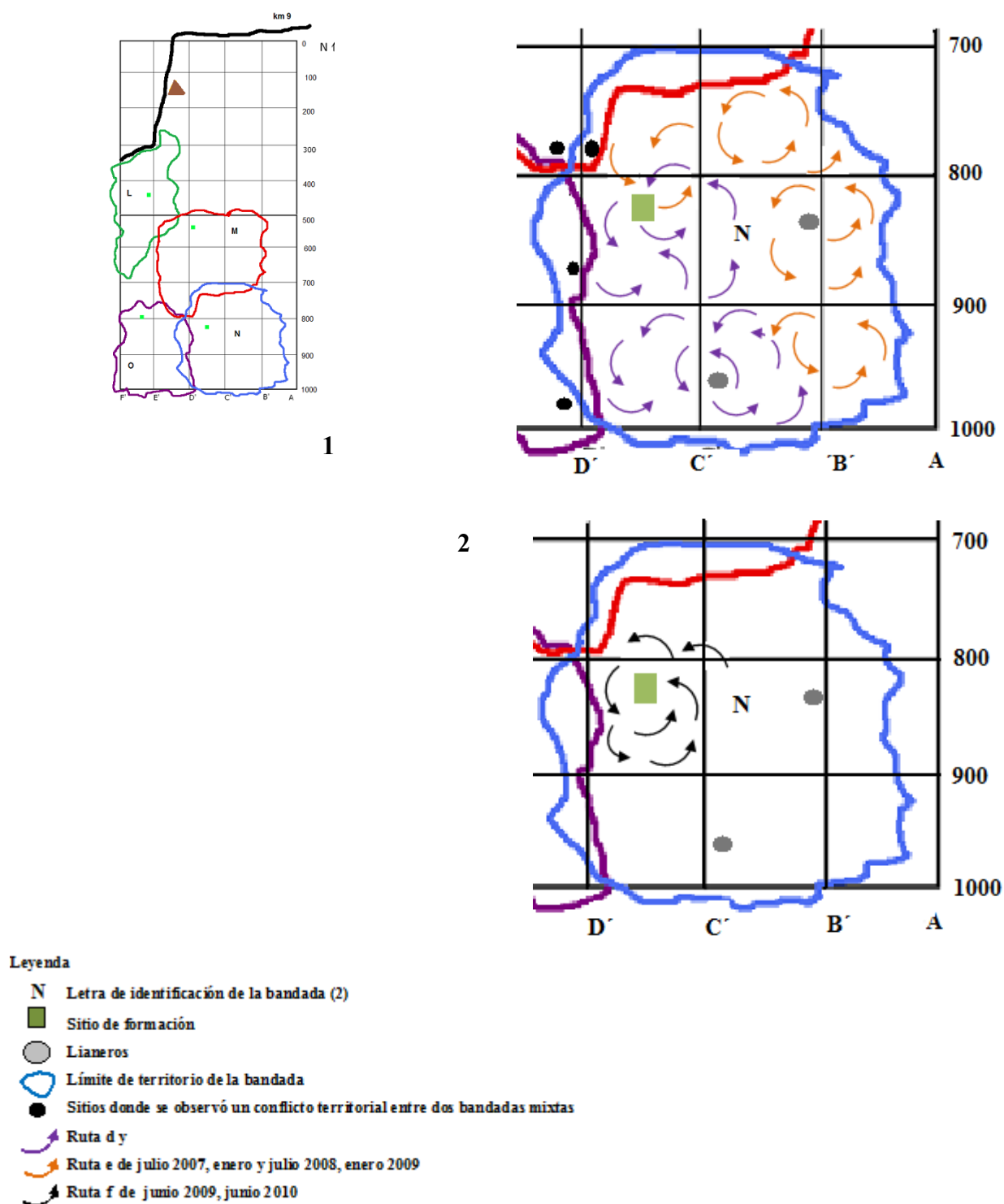


Figura 4. Rutas de desplazamiento de la bandada mixta 2 (N) trazadas durante el seguimiento a la bandada de 6h00 a 12h00 y de 14h00 a 17h00 en época de menor precipitación (1) ruta d y e; en época de mayor precipitación (2) ruta f.

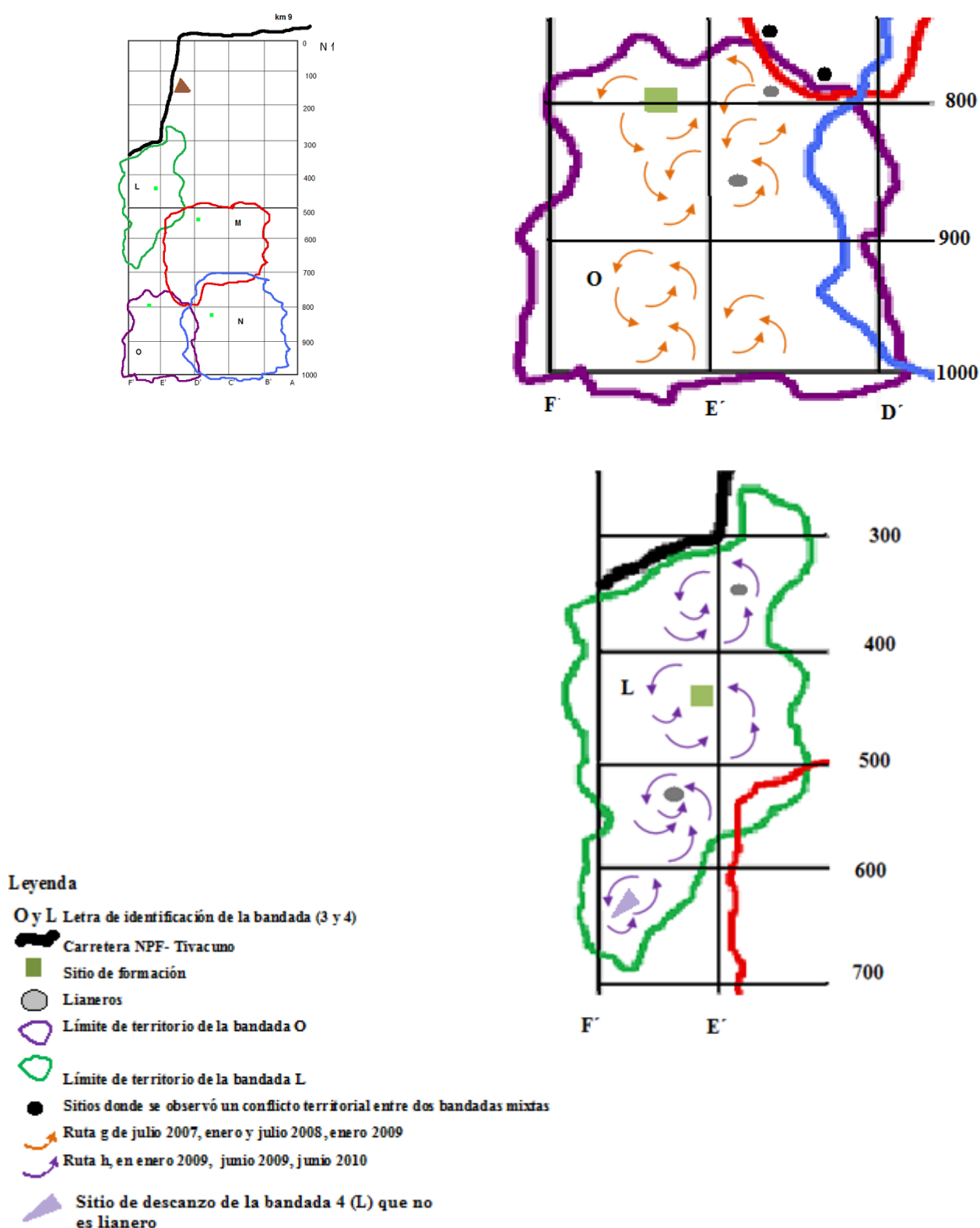


Figura 5. Rutas de desplazamientos de las bandadas mixtas tres y cuatro trazadas durante el seguimiento a las bandadas de 6h00 a 12h00 y de 14h00 a 17h00 en época de menor precipitación. Ruta g (B3) y ruta h (B4).



Figura 6. Tipos de hábitats encontrados en la parcela de 25 ha. Bosque colinado, Tierra Firme.



Figura 7. Tipos de hábitats encontrados en la parcela de 25 ha. Bosque temporalmente inundable o Varzea.



Figura 8. Tipos de hábitats encontrados en la parcela de 25 ha. Lianeros, son zonas de preferencia de las bandadas mixtas de sotobosque, la vegetación es muy densa, lo cual les brinda protección.



Figura 9. Tipos de hábitats encontrados en la parcela de 25 ha. Pantano, línea D'900.

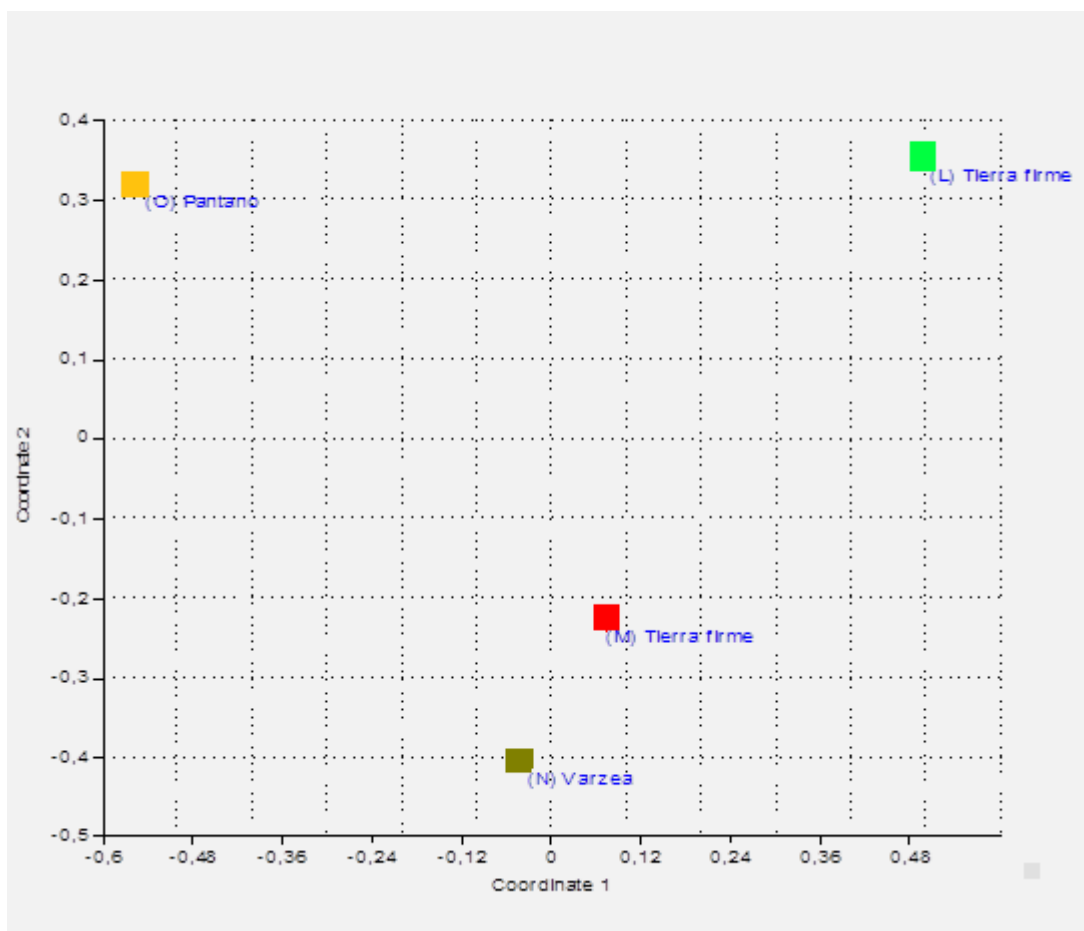


Figura 10. ESCALAMIENTO MULTIDIMENCIONAL NO-METRICO (NMDS), análisis estadístico que muestra la relación que hay entre la composición de aves participantes en las bandadas mixtas de sotobosque y los hábitats encontrados en la parcela de 25 ha. **M**, **N**, **O** y **L** son las siglas de las cuatro bandadas mixtas presentes y los hábitats encontrados son: Tierra Firme, Varzea y Pantano.



Figura 11. Especie sub líder de bandas mixtas de sotobosque, *Thamnomanes ardesiacus* (♂). (Foto: D. Alarcón)



Figura 12. Especie sub líder de bandas mixtas de sotobosque, *Thamnomanes ardesiacus* (♀). (Foto: D. Alarcón)



Figura 13. Especie Núcleo de bandadas mixtas de sotobosque, *Henicorhina leucosticta*.

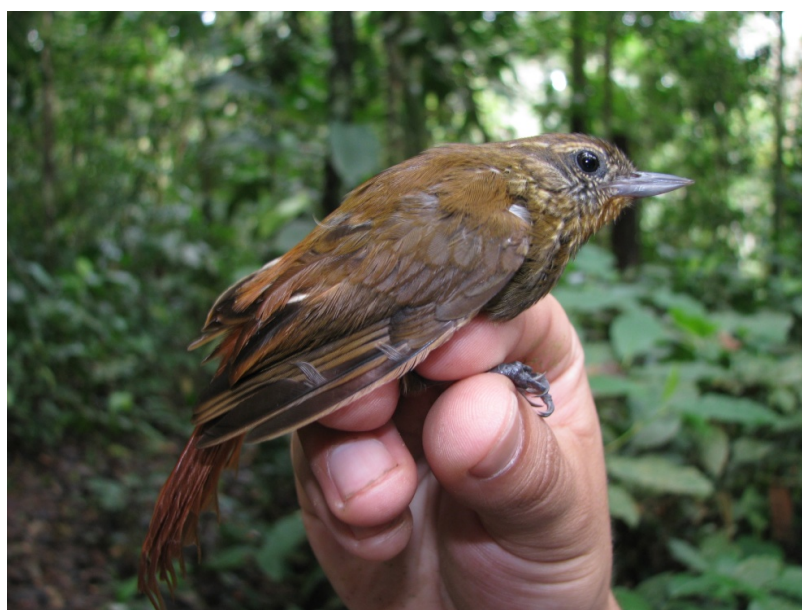


Figura 14. Especie Núcleo de bandadas mixtas de sotobosque, *Glyphorhynchus spirurus*, conocidos como trepatroncos.



Figura 15. Especie Núcleo de bandadas mixtas de sotobosque, *Xiphorhynchus guttatus*.



Figura 16. Especie Núcleo de bandadas mixtas de sotobosque, *Myrmotherula longipennis* (♂).

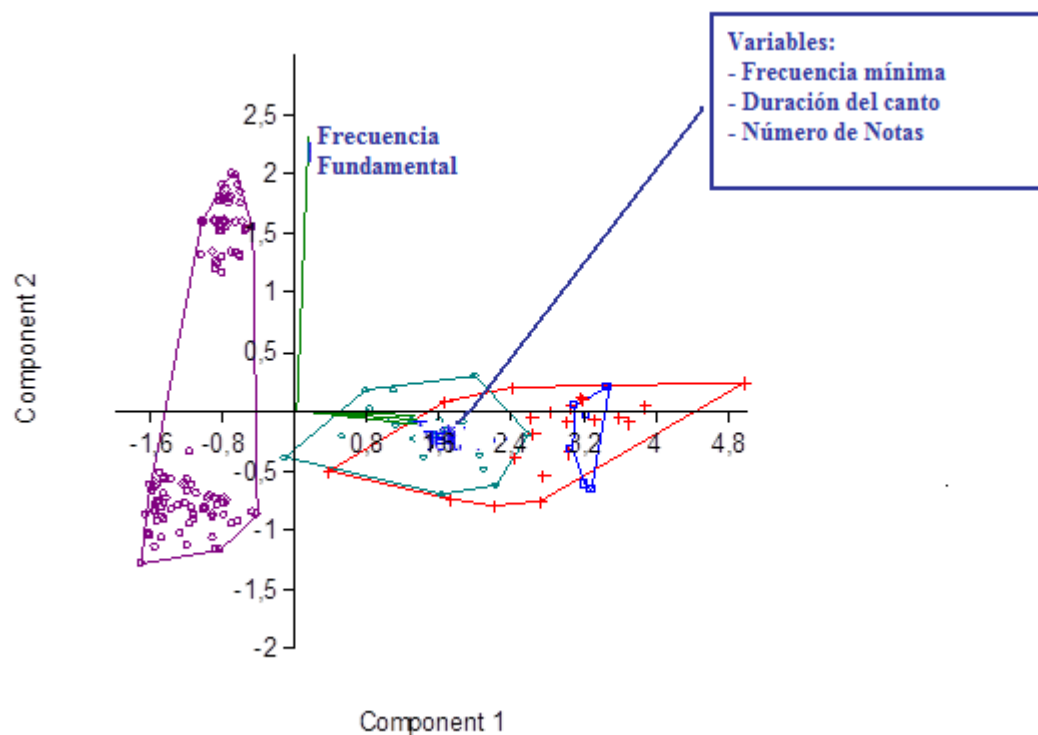


Figura 17. ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES con el que se diferenció cuatro tipos de cantos de *Thamnomanes ardesiacus*. 1. Canto de **Formación-Ensamblaje**, 2. **Cohesión**, 3. **Alarma**, 4. **Forrajeo**. En el Componente Principal 1 representa el más alto porcentaje de correlación entre los cantos y las variables se agrupan las variables No. Notas, Frecuencia mínima y la Duración del canto.

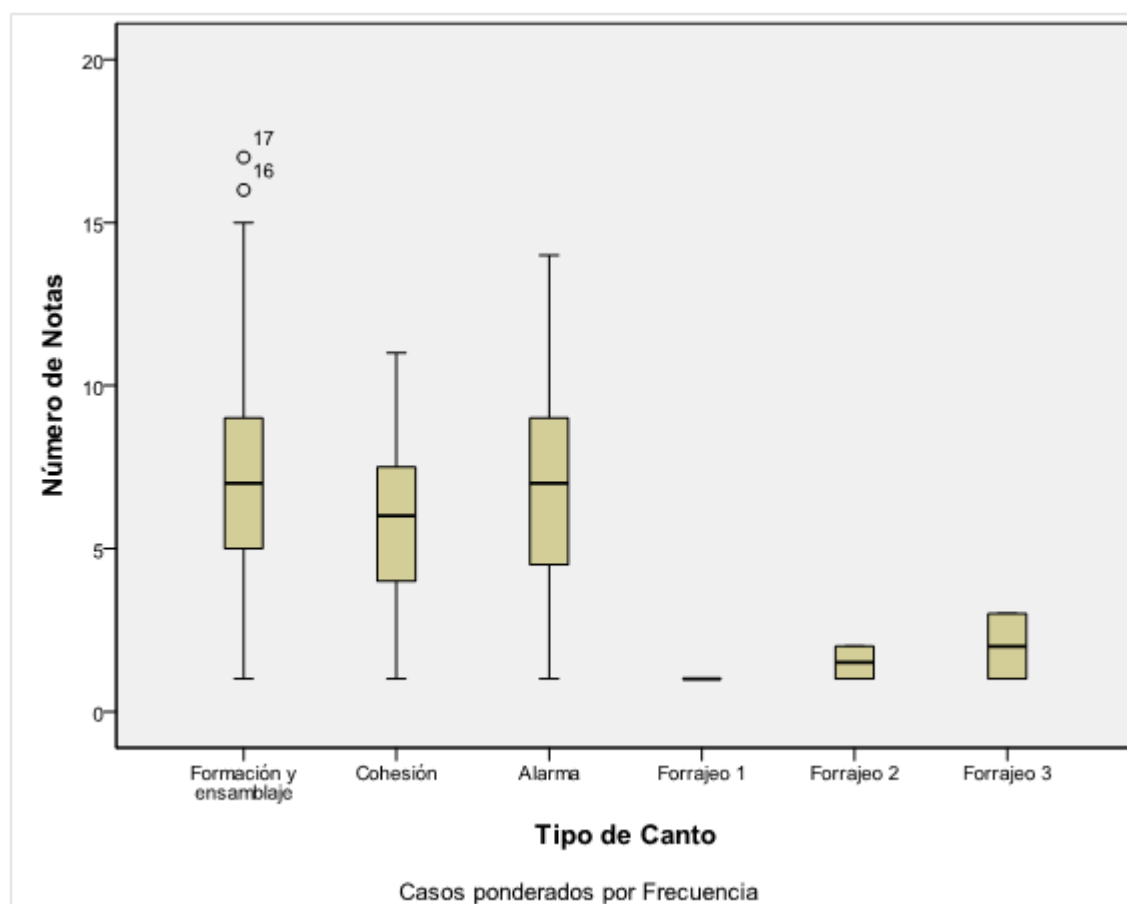


Figura 18. ANOVA DE UN FACTOR donde se analiza el número de notas por cuatro tipos de cantos de *Thamnomanes ardesiacus*. De izquierda a derecha se ubican: 1. Canto de Formación- Ensamblaje con 12 a 17 notas, 2. Cohesión con 8 a 11 notas, 3. Alarma con 12 a 14 notas, 4. Forrajeo que se diferencia por tener 1, 2 y 3 notas.

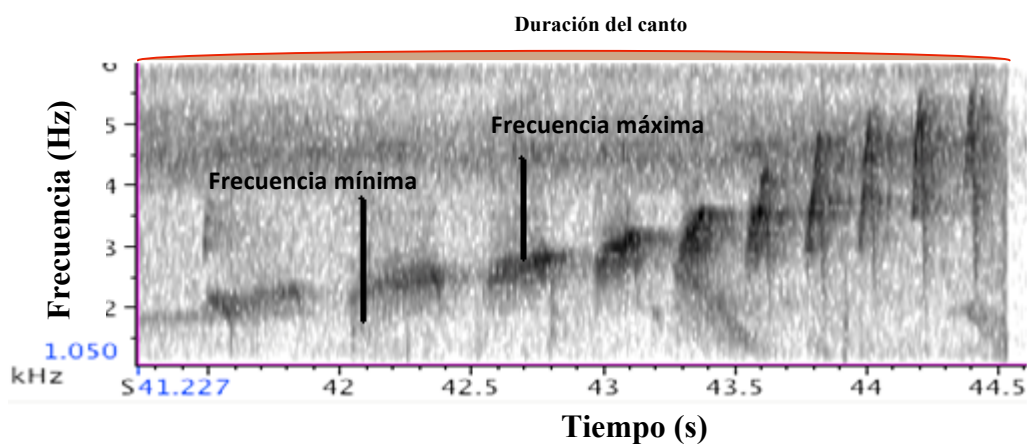


Figura 19. Esquema explicativo de un espectrograma con la siguiente descripción: Los cantos son analizados con las siguientes variables: Duración del canto (s), en el eje X y en Frecuencia (Hz) en el eje Y. Frecuencia mínima (Hz), Frecuencia Máxima (Hz) y el No. de notas que se explica mejor en las siguientes figuras.

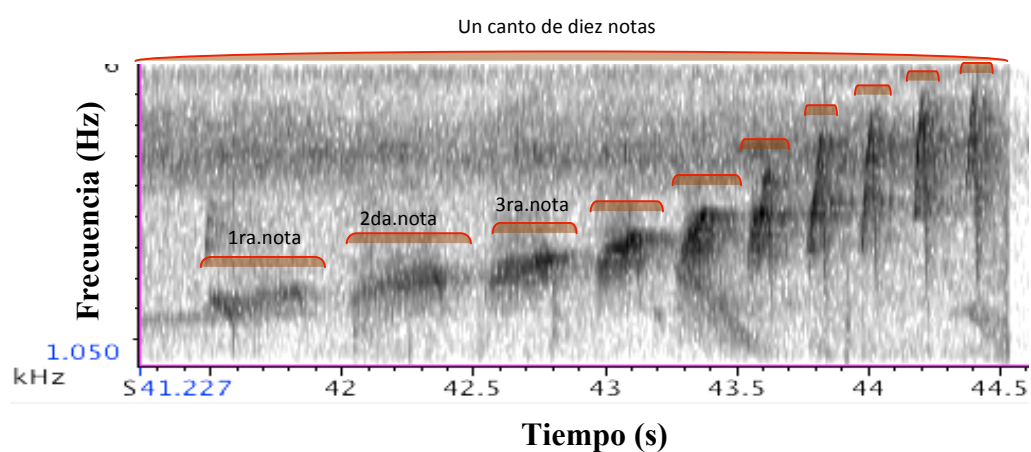


Figura 20. Espectrograma del canto de cohesión de *Thamnomanes ardesiacus*, donde se observa una serie de diez notas armoniosas que va aumentando la frecuencia hasta el final.

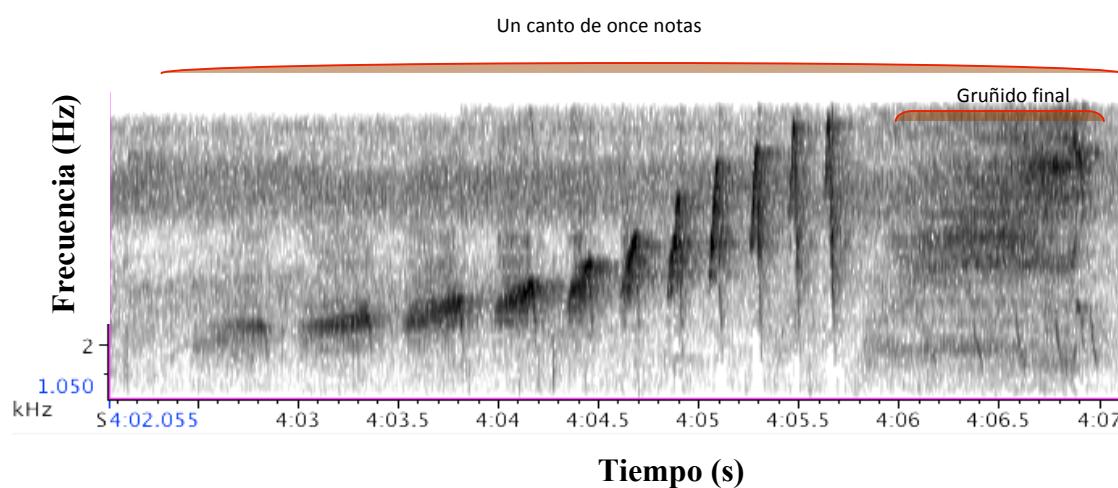


Figura 21. Espectrograma del canto de alarma de *Thamnomanes ardesiacus*, donde se observan once notas armoniosas que aumentan de frecuencia hasta el final, culminando con un “gruñido”.

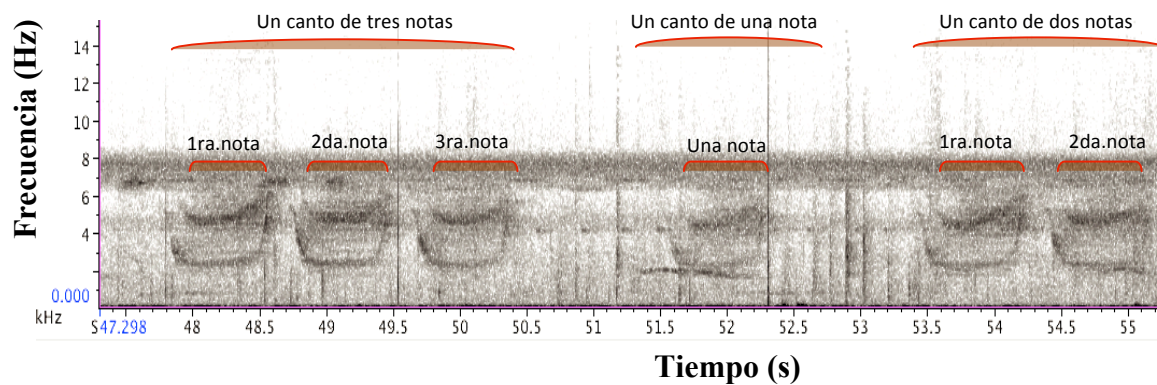
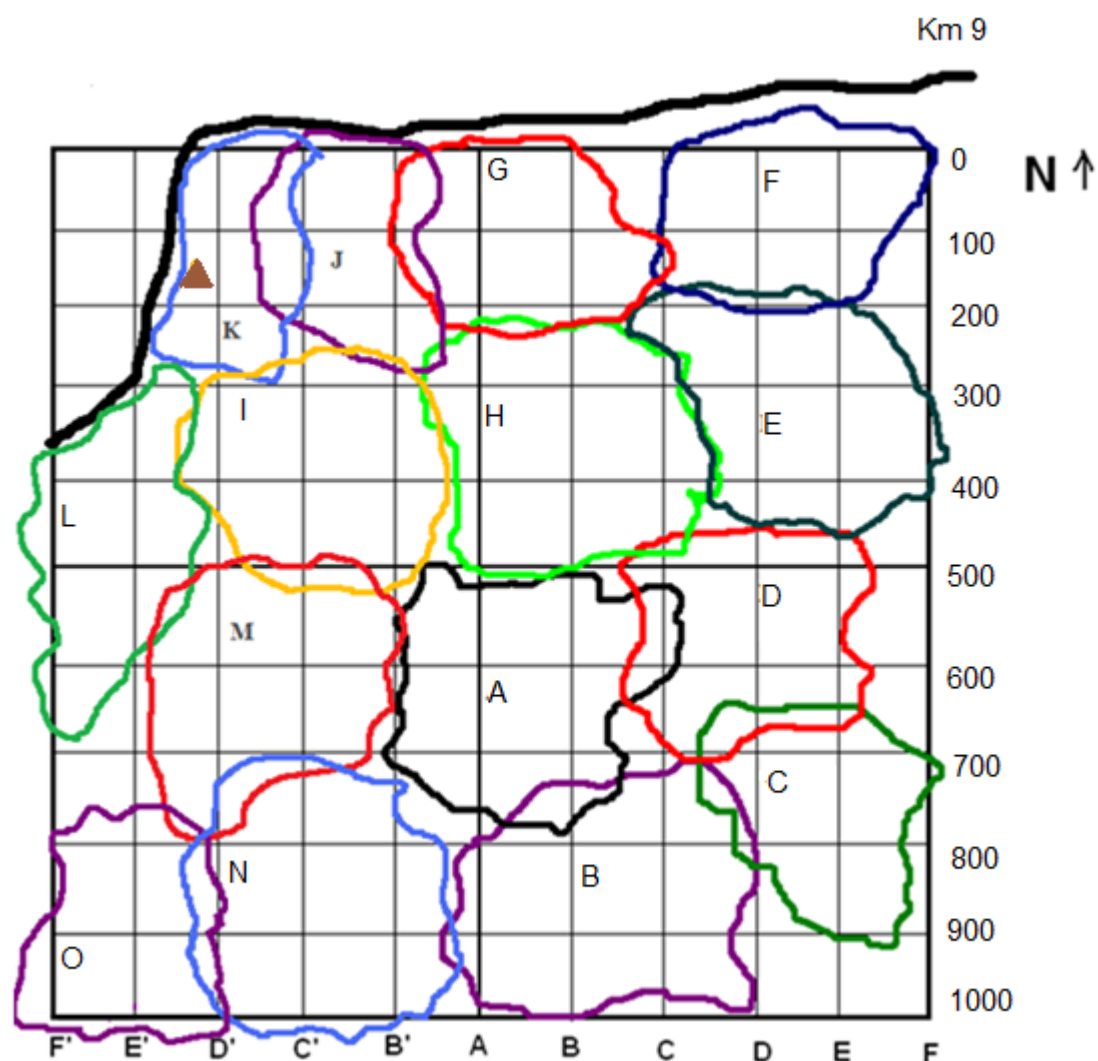


Figura 22. Espectrograma del canto de forrajeo de *Thamnomanes ardesiacus*, donde se observa de izquierda a derecha los cantos de forrajeo de tres, una y dos notas.



Figura 23. Gavilán, *Leucopternis albicollis*, imagen captada mientras asechaba desde el dosel a las especies de la bandada mixta de sotobosque uno (a 35 m de altura aprox).



LEYENDA:

Límites: Este - Oeste. Línea F- F'
Norte - Sur. Línea 0-1000

Carretera NPF-Tivacuno

Torre de Observación

A-L Código de bandada

Límites de los territorios de las 15 bandadas en diferentes colores

Figura 24. Mapa de distribución y territorios de las 15 bandadas mixtas de sotobosque registradas en una parcela de 100 ha, ubicada en el km 9, vía NPF-Tivacuno, Parque Nacional Yasuní; elaborada con datos adicionales de tres áreas de 25 ha, analizadas por Buitrón (2005), Tobar (2006), Erazo (2010).

10. TABLAS

Tabla 1. COMPOSICIÓN DE LAS BANDADAS MIXTAS DE SOTOBOSQUE EN 25 HA

Taxonomía sigue la propuesta de Ridgely y Greenfield (2001)

				Área sombreada: presencia de las especies en las bandadas			
	Familia	Especie	Clasificación	Bandadas Mixtas			
				B 1 (M)	B 2 (N)	B 3 (O)	B 4 (L)
1	Cuculidae	<i>Piaya melanogaster</i>	Ocasional				
2	Trogonidae	<i>Trogon curucui</i>	Ocasional				
3		<i>Trogon viridis</i>	Ocasional				
4		<i>Trogon violaceus</i>	Ocasional				
5	Galbulidae	<i>Galbula albirostris</i>	Ocasional				
6		<i>Jacamerops aureus</i>	Ocasional				
7	Bucconidae	<i>Monasa morphoeus</i>	Ocasional				
8		<i>Monasa migrifrons</i>	Ocasional				
9		<i>Monasa flavirostris</i>	Ocasional				
10		<i>Nonnula brunea</i>	Ocasional				
11		<i>Chelidoptera tenebrosa</i>	Ocasional				
12	Capitonidae	<i>Eubucco richardsonii</i>	Ocasional				
13		<i>Capito auratus</i>	Ocasional				
14	Picidae	<i>Celeus elegans</i>	Ocasional				
15		<i>Picumnus lafresnayi</i>	Ocasional				
16	Furnariidae	<i>Xenops minutus</i>	Seguidora				
17		<i>Automolus ochrolaemus</i>	Seguidora				
18		<i>Ancistrops strigilatus</i>	Seguidora				
19		<i>Automolus infuscatus</i>	Seguidora				
20		<i>Automolus melanopezus</i>	Seguidora				
21		<i>Automolus rufipileatus</i>	Seguidora				
22		<i>Hyloctistes subulatus</i>	Seguidora				
23		<i>Cranioleuca gutturata</i>	Seguidora				
24		<i>Philydor erythrocerus</i>	Seguidora				
25		<i>Philydor erythropterus</i>	Seguidora				
26		<i>Philydor pyrrhodes</i>	Seguidora				
27		<i>Sclerurus caudacutus</i>	Seguidora				
28	Dendrocolaptidae	<i>Xyphorhynchus ocellatus</i>	Núcleo				
29		<i>Xyphorhynchus guttatus</i>	Núcleo				
30		<i>Xiphorhynchus picus</i>	Seguidora				
31		<i>Glyphorhynchus spirurus</i>	Núcleo				
32		<i>Campylorhamphus trochilirostris</i>	Seguidora				
33		<i>Dendrocincla fuliginosa</i>	Seguidora				
34		<i>Sittasomus griseicapillus</i>	Seguidora				
35		<i>Dendrexetastes rufigula</i>	Seguidora				
36		<i>Xiphocolaptes promeropirhynchus</i>	Seguidora				
37		<i>Dendrocolaptes certhia</i>	Seguidora				

Continuación Tabla1.

38	<i>Lepidocolaptes albolineatus</i>	Seguidora		
39	Thamnophilidae <i>Thamnomanes caesius</i>	Líder		
40	<i>Thamnomanes ardesiacus</i>	Sublíder		
41	<i>Thamnophilus aethiops</i>	Seguidora		
42	<i>Thamnophilus schistaceus</i>	Núcleo		
43	<i>Thamnophilus murinus</i>	Seguidora		
44	<i>Myrmotherula longipennis</i>	Núcleo		
45	<i>Myrmotherula menetriesii</i>	Núcleo		
46	<i>Myrmotherula hauxwelli</i>	Núcleo		
47	<i>Myrmotherula axillaris</i>	Núcleo		
48	<i>Myrmotherula sunensis</i>	Seguidora		
49	<i>Myrmotherula multostriata</i>	Seguidora		
50	<i>Myrmotherula erythrura</i>	Seguidora		
51	<i>Myrmotherula feldsaai</i>	Seguidora		
52	<i>Myrmotherula brachyura</i>	Seguidora		
53	<i>Myrmotherula ignota</i>	Seguidora		
54	<i>Myrmotherula ornata</i>	Seguidora		
55	<i>Myrmotherula obscura</i>	Seguidora		
56	<i>Cercomacra cinerascens</i>	Núcleo		
57	<i>Myrmoborus myotherinus</i>	Seguidora		
58	<i>Microrhopias quixensis</i>	Seguidora		
59	<i>Hylophylax poecilinota</i>	Seguidora		
60	<i>Hylophylax naevia</i>	Seguidora		
61	<i>Cercomacra serva</i>	Seguidora		
62	<i>Taraba major</i>	Seguidora		
63	<i>Cymbilaimus lineatus</i>	Seguidora		
64	<i>Phlegopsis erythroptera</i>	Seguidora		
65	<i>Phlegopsis nigromaculata</i>	Seguidora		
66	<i>Myrmeciza fortis</i>	Seguidora		
67	<i>Pygiptila stellaris</i>	Seguidora		
68	<i>Rhegmatorhina melanosticta</i>	Seguidora		
69	<i>Gymnopithys leucaspis</i>	Seguidora		
70	<i>Frederickena unduligera</i>	Seguidora		
71	<i>Sclateria naevia</i>	Seguidora		
72	<i>Hypocnemis hypoxantha</i>	Seguidora		
73	<i>Hypocnemis cantator</i>	Seguidora		
74	<i>Herpsilochmus dugandi</i>	Seguidora		
75	<i>Megastictus margaritatus</i>	Seguidora		
76	<i>Terenura spodioptila</i>	Ocasional		
77	<i>Pithys albifrons</i>	Ocasional		

Continuación Tabla1.

78	Tyrannidae	<i>Attila spadiceus</i>	Ocasional				
79		<i>Tolmomyias assimilis</i>	Ocasional				
80		<i>Mionectes oleagineus</i>	Ocasional				
81		<i>Myopagis gaimardii</i>	Ocasional				
82		<i>Myiobius barbatus</i>	Ocasional				
83		<i>Platypsaris minor</i>	Ocasional				
84	Pipridae	<i>Tyranneutes stolzmanni</i>	Ocasional				
85		<i>Lepidothrix coronata</i>	Ocasional				
86		<i>Pipra erythrocephala</i>	Ocasional				
87		<i>Chloropipo holochlora</i>	Ocasional				
88		<i>Dixiphia pipra</i>	Ocasional				
89	Vireonidae	<i>Hylophilus ochraceiceps</i>	Ocasional				
90	Turdidae	<i>Turdus albicollis</i>	Ocasional				
91	Troglodytidae	<i>Henicorhina leucosticta</i>	Núcleo				
92		<i>Microcerculus marginatus</i>	Seguidora				
93		<i>Thryothorus coraya</i>	Seguidora				
94		<i>Thryothorus leucotis</i>	Seguidora				
95		<i>Donacobius atricapilla</i>	Seguidora				
96	Poliopitidae	<i>Rhamphocaenus melanurus</i>	Seguidora				
97		<i>Microbates cinereiventris</i>	Ocasional				
98	Thraupidae	<i>Tangara schrankii</i>	Ocasional				
99		<i>Tachyphonus surinamus</i>	Ocasional				
100		<i>Cyanerpes caeruleus</i>	Ocasional				
101		<i>Habia rubica</i>	Ocasional				
102		<i>Lanio fulvus</i>	Ocasional				
103		<i>Hemithraupis flavicollis</i>	Ocasional				
104		<i>Euphonia xanthogaster</i>	Seguidora				
105		<i>Euphonia lanirostris</i>	Seguidora				
106		<i>Euphonia minuta</i>	Seguidora				
107		<i>Euphonia rufiventris</i>	Seguidora				
108	Cardinalidae	<i>Cyanocompsa cyanoides</i>	Ocasional				
109		<i>Saltator maximus</i>	Ocasional				
Total de especies identificadas por bandada				62	60	33	52

Tabla 2. CATEGORÍA Y NÚMERO DE ESPECIES PRESENTES EN CADA BANDADA MIXTA EN 25 HA

Categorías propuestas por Moynihan (1962), Munn y Terborgh (1979), Greenberg (2000)

Categoría	Característica	Bandadas Mixtas			
		B 1 (M)	B 2 (N)	B 3 (O)	B 4 (L)
Líder	Especies encargadas de formar, dar las señales de alerta, movimiento y cohesión a las bandadas mixtas. Están de 6h00 a 17h00, (> 10 horas)	2	2	2	2
Núcleo	Especies que siempre están forrajeando en las bandadas mixtas. Están 6h15 a 16h00, (hasta 8 horas aprox.)	10	9	8	10
Seguidoras	Especies que pueden o no forrajear con las bandadas mixtas. Están hasta 4 horas, no desde la formación ni en la descohesión	36	33	22	19
Ocasionales	Especies que forrajejan solas y que se unen a bandadas mixtas cuando estas pasan por su territorio, están hasta 20 min en las bandadas	14	16	1	21
Total		62	60	33	52

Tabla 3. MATRIZ DE SIMILITUD DE JACCARD

Bandadas Mixtas / Tipos Hábitats	B 1 (M) Tierra firme	B 2 (N) Varzea	B 3 (O) Pantano	B 4 (L) Tierra firme
B 1 (M) Tierra firme	1	0,47	0.30	0,34
B 2 (N) Varzea	37	1	0,29	0,27
B 3 (O) Pantano	23	21	1	0,20
B 4 (L) Tierra firme	28	24	14	1
No. Total de especies	62	60	33	51
Coefficiente se similitud de Jaccard				
No. de especies compartidas				

*Tipos de hábitats dominantes encontrados en la parcela (Tierra firme, Varzea, Pantano)

Tabla 4. MEDIDAS DE LOS CANTOS DE *Thamnomanes ardesiacus* Y ALGUNOS CANTOS DE *T. caesius*

Cantos de <i>Thamnomanes ardesiacus</i> , "sub líder" de las bandadas mixtas de sotobosque						Algunos cantos de <i>Thamnomanes caesius</i> , líder de la bandadas mixtas de sotobosque, Baquero (2003)					
Tipos de cantos	Notas	Frecuencia mínima (Hz)	Frecuencia Fundamental (Hz)	Frecuencia máxima (Hz)	Duración del canto (s)	Tipos de cantos	Notas	Frecuencia mínima (Hz)	Frecuencia Fundamental (Hz)	Frecuencia máxima (Hz)	Duración del canto (s)
Canto 1 Formación	14.05	2953.9	3316.0	3427.5	3.41	Canto dirección	4	1350	1450	4200	4
Canto 2 Cohesión	9.5	2947.2	3340.3	3454	2.48	Canto de alarma	4	1600	1700	6500	4.33
Canto 3 Alarma	13	2830.5	3291	3356.7	4.20	Canto forrajeo					
Canto 4 Forrajeo						1	1	1100	1500	4500	0.66
1	1	2278	2519.1	2688.1	0.68	2	2	1600	1800	3800	1
2	2	4077.5	4377.6	4514.9	0.92	3	2	1550	1600	5000	1.78
3	3	3561.3	3897.5	4096.7	0.93	4	1	1800	2000	4000	4
						5	1	1300	1300	4000	2

Tabla 5. DESCRIPCIÓN DE LOS COMPORTAMIENTOS ASOCIADOS A LOS CANTOS DE *Thamnomanes ardesiacus*

Canto		Descripción	Hora de registro	Comportamiento frente a este canto
C1	Formación y Ensamblaje	dyi-dyi-dyi-dyidyidyidyedyedyedy Ridgely y Greenfield (2001). Varía de 12 a 17 notas (14.5 ± 3.41), duración del canto \bar{x} 2.897 s	6h00 a 6h30	Vocaliza continuamente desde las 6h10 hasta las 6:30 (16 veces en 1 min), al llegar al sitio de formación atraído por el canto del líder. Suele perchar en ramas descubiertas en la parte alta del sotobosque y mientras vocaliza salta de un lado a otro de la rama. Las vocalizaciones tiene una función cooperativa con el líder para dar señales de formación y las especies núcleo sean atraídas a formar la bandada al amanecer.
C2	Cohesión	dyi-dyi-dyi-dyidyidyidyedyedyedy Ridgely y Greenfield (2001). Varía de 8 a 11 (9.5 ± 2.62), duración del canto \bar{x} 2.48 s	Durante la jornada* desde 6h30	Canto emitido durante todo el día mientras la bandada se desplaza de un lugar de forrajeo a otro. Este canto no tiene un patrón definido pero se ha analizado durante 17 desplazamientos de un sitio de forrajeo a otro, de 6h30 a 11h00 que <i>T. ardesiacus</i> vocalizó 21 veces en un minuto y al llegar al sitio continúa vocalizando por dos minutos más, perchado en una rama descubierta, dando señales a los demás miembros de la bandada de permanecer cohesionados.
C3	Alarma	Varía de 12 a 14 notas (13 ± 3.4) notas, amoniosas y ásperas que suben de tono de manera ascendente y al final culmina en un gruñido largo "gr, gr, gr, gr". Duración del canto es de \bar{x} 4.20 s	Sólo en alerta de peligro y defensa de territorio	La presencia de algún depredador provoca la reacción inmediata del líder, el cual emite una señal de alarma y se dirige sólo hacia una dirección opuesta al peligro, hacia la parte baja del sotobosque; <i>T. ardesiacus</i> emite este canto para alertar a las especies que están en la bandada, para dirigirse en la dirección que el líder se encuentra. Permanecen en este lugar "refugiados" hasta que peligro haya pasado (18 min aprox). Este canto se registró sólo al encontrarse dos bandadas mixtas en una parte de sus territorios. <i>T. ardesiacus</i> tiene una postura erguida, agresiva y desafiante frente al oponente conespecífico (usualmente macho), mostrando movimientos de la cabeza de abajo hacia arriba, aleteos temblorosos y la cola abierta como abanico; vocaliza hasta 18 veces seguidas durante un minuto. La defensa del territorio es comunal y pueden permanecer con este comportamiento hasta que una de las dos bandadas se retire (15 min aprox) y se marca un límite de territorio en ese punto.
C4	Forrajeo	"grüürr" o tchif , Gruñido estridente y áspero o estomudo Ridgely y Greenfield (2001). Tiene 1, 2 y 3 notas cada vocalización. Duración de cada uno es \bar{x} 0.68 s, \bar{x} 0.92 s, \bar{x} 0.93 s, respectivamente.	Durante la jornada* desde 6h30	Se las puede definir también como llamadas de contacto, ya que son emitidas mientras forrajean. Estas vocalizaciones tienen intervalos irregulares y son muy erráticas. Se ha registrado siete veces durante un minuto. El tiempo de permanencia en un sitio de forrajeo varía de 10 a 20 min (15 ± 4.93), dando señales de permanecer en ese lugar, mientras que las vocalizaciones del líder disminuyen o son nulas.
* Jornada diaria es de 6h00 a 17h00				

Tabla 6. COMPOSICIÓN DE LAS BANDADAS MIXTAS DE SOTOBOSQUE EN 100 HA

Taxonomía sigue la propuesta de Ridgely y Greenfield (2001)

		Área sombreada: presencia de las especies en las bandadas																
Familia	Especies	Parcelas																
		I. Galo B.				II. Marcelo T.				III. Ma. José E.				IV. Ma. Isabel O.				
		15 Bandadas Mixtas de Sotobosque encontradas en 100ha																
		A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L*	M	N	O	L*	
1	Cuculidae	Piaya melanogaster																
2		Piaya cayana																
3	Trogonidae	Trogon curucui																
4		Trogon viridis																
5		Trogon violaceus																**
6		Trogon collaris																
7		Trogon melanurus																
8		Trogon rufus																
9	Galbulidae	Galbula albirostris																
10		Jacamerops aureus																
11	Bucconidae	Monasa morphoeus																
12		Monasa migrifrons																
13		Monasa flavirostris																
14		Nonnula brunea																
15		Chelidoptera tenebrosa																**
16		Malacoptila fusca																
17	Capitonidae	Capito auratus																
18		Eubucco richardsonii																**
19	Ramphastidae	Pteroglossus azara																
20	Picidae	Celeus elegans																

Continuación Tabla 6.

[illegible]

Continuación Tabla 6.

[illegible]

Continuación Tabla 6.

[illegible]

Continuación Tabla 6.

102		<i>Myiobius barbatus</i>								**
103		<i>Platypsaris minor</i>								**
104		<i>Rhytipterna simplex</i>								
105		<i>Cnipodectes subbrunneus</i>								
106		<i>Lophotriccus vitiosus</i>								
107		<i>Rhynchocyclus olivaceus</i>								
108		<i>Poecilatriccus capitalis</i>								
109	Cotingidae	<i>Lipaugus vociferans</i>								
110	Pipridae	<i>Tyranneutes stolzmanni</i>								
111		<i>Lepidothrix coronata</i>								
112		<i>Pipra erythrocephala</i>								
113		<i>Dixiphia pipra</i>								
114		<i>Chloropipo holochlora</i>								
115		<i>Piprites chloris</i>								
116	Vireonidae	<i>Hylophilus ochraceiceps</i>								
117	Turdidae	<i>Turdus ignobilis</i>								
118		<i>Turdus albicollis</i>								
119	Troglodytidae	<i>Henicorhina leucosticta</i>								
120		<i>Thryothorus coraya</i>								
121		<i>Thryothorus leucotis</i>								
122		<i>Donacobius atricapilla</i>								
123		<i>Microcerculus marginatus</i>								
124	Poliioptilidae	<i>Rhamphocaenus melanurus</i>								
125		<i>Microbates cinereiventris</i>								
126	Thraupidae	<i>Tangara schrankii</i>								
127		<i>Tangara xanthogaster</i>								
128		<i>Tangara gyrola</i>								
129		<i>Tachyphonus surinamus</i>								
130		<i>Tachyphonus cristatus</i>								

Continuación Tabla 6.

[illegible]

* Bandada mixta de sotobosque analizada con el apoyo de Ma. José Erazo (2010) y censada hasta esta investigación

** Especies no registradas en el trabajo de M. José Erazo (2010), para la bandada L

Tabla 7. LISTA DE ESPECIES NUCLEO QUE COMPONEN LAS 15 BANDADAS MIXTAS DE SOTOBOSQUE DEL YASUNÍ EN 100 HA.

La Taxonomía la propuesta de Ridgely y Greenfield (2001)

		Área sombreada presencia de las especies núcleo en cada bandada mixta																	
		Área sombreada presencia de las especies líder y sublíder																	
		x: presencia de la especie en la bandada pero no en categoría de especie Núcleo																	
Familia	Especies	Parcelas																	
		I. Galo B.				II. Marcelo T.				III. Ma. José E.				IV. Ma. Isabel O.					
		15 Bandadas Mixtas de Sotobosque encontradas en 100 ha																	
		A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L*	M	N	O	L*		
1	Furnariidae	Automolus infuscatus										x	x			x	x	x	
2	Dendrocolaptidae	Xyphorhynchus ocellatus										x	x	x	x				
3		Glyphorhynchus spirurus										x	x	x	x				
4		Xyphorhynchus chunchotambo																	
5		Xyphorhynchus guttatus										x			x				
6	Thamnophilidae	Thamnomanes caesius																	
7		Thamnomanes ardesiacus																	
8		Thamnophilus schistaceus		x		x	x	x			x	x	x	x					
9		Myrmotherula longipennis																	
10		Myrmotherula menetriesii																	
11		Myrmotherula hauxwelli		x		x	x	x	x		x	x	x	x	x				
12		Myrmotherula axillaris																	
13		Myrmotherula erythrura										x	x			x			
14		Cercomacra cinerascens		x									x			x			
15	Troglodytidae	Henicorhina leucosticta		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x					
Total de especies Núcleo en cada bandada				10	10	10	10	10	10	10	10	5	5	5	5	12	11	10	11

* Bandada mixta de sotobosque analizada en el 2010 y estudiada hasta esta investigación

11. ANEXOS

Anexo 1. Registro del tiempo promedio de observación de las especies presentes en cada censo y categorías de las especies en las bandadas mixtas en 25 ha

Taxonomía sigue la propuesta de Ridgely y Greenfield (2001)

	Especies	Bandada 1 (M)						Bandada 2 (N)						Bandada 3 (O)						Bandada 4 (L)						Bandada 1 (M)	Bandada 2 (N)	Bandada 3 (O)	Bandada 4 (L)	Categoría		
		Salidas de campo (S), 5 censos por salida						Salidas de campo (S), 5 censos por salida						Salidas de campo (S), 5 censos por salida						Salidas de campo (S), 5 censos por salida												
		S1	S2	S3	S4	S5	S6	S1	S2	S3	S4	S5	S6	S1	S2	S3	S4	S5	S6	S1	S2	S3	S4	S5	S6	$\bar{X} \pm IS$	$\bar{X} \pm IS$	$\bar{X} \pm IS$	$\bar{X} \pm IS$			
1	<i>Piaya melanogaster</i>																				4 min		9 min	6 min				63 ±25 min	Ocasional			
2	<i>Trogon curucui</i>	9 min	3 min			7 min																			63 ±3.05 min				Ocasional			
3	<i>Trogon viridis</i>				8 min		5 min														7 min	10 min	7 min			65 ±2.1 min		38 ±1.7 min	Ocasional			
4	<i>Trogon violaceus</i>	7 min		10 min	9 min	3 min															2 min	5 min		7 min	10 min	72 ±3.09 min		6 ±3.3 min	Ocasional			
5	<i>Galbula albirostris</i>		9 min		10 min				6 min	11 min			10 min												95 ±0.7 min	9 ±2.64 min			Ocasional			
6	<i>Jacamerops aureus</i>																					15 min		4 min				95 ±7.7 min	Ocasional			
7	<i>Monasa morphoeus</i>	4 min	7 min			8 min															5 min	9 min			5 min	63 ±2.0 min		63 ±2.3 min	Ocasional			
8	<i>Monasa migrifrons</i>							9 min		8 min		14 min															10.3 ±3.21 min			Ocasional		
9	<i>Monasa fl. virostris</i>								11 min																		11 min			Ocasional		
10	<i>Nonnula brunea</i>										9 min	10 min															95 ±0.7 min			Ocasional		
11	<i>Chelidoptera tenebrosa</i>									14 min	6 min																10 ±5.6 min			Ocasional		
12	<i>Eubucco richardsonii</i>											12 min	4 min														8 ±5.6 min			Ocasional		
13	<i>Capito auratus</i>								4 min	10 min	8 min											3 min	7 min			9 min	7.3 ±3 min		6.3 ±3 min	Ocasional		
14	<i>Celeus elegans</i>							10 min		11 min											14 min			8 min			10.5 ±0.7 min		11 ±4.2 min	Ocasional		
15	<i>Picumnus lafresnaji</i>							5 min	7 min		7 min											6 min		5 min	5 min		6.6 ±1.15 min		4 ±1.7 min	Ocasional		
16	<i>Xenops minutus</i>	3h	4h			3h			4h	3h			4h									3h	3h		4h		3.3 ±0.5 h	3.6 ±0.5 h		3.3 ±0.5 h	Seguidora	
17	<i>Automolus ochrolaemus</i>	3h	3h		3h			4h		3h		3h			3h	3h	3h							4h	4h	4h	3h	3.3 ±0.5 h		3h	4h	Seguidora
18	<i>Ancistrops strigilatus</i>		3h	4h	4h						3h	4h	4h	4h	4h		4h	4h	4h							3.3 ±0.5 h	3.6 ±0.5 h		4h		Seguidora	
19	<i>Automolus infuscatus</i>					4h	4h		4h			4h	4h				3h	3h	3h							4h		4h	3h		Seguidora	
20	<i>Automolus melanopezus</i>	4h	4h	3h	4h									3h	3h	3h	4h	4h								3.7 ±0.5 h			3.4 ±0.5 h		Seguidora	
21	<i>Automolus rufi pileatus</i>		3h	3h			4h		4h	4h	3h															3.3 ±0.5 h	3.6 ±0.5 h				Seguidora	
22	<i>Hylocistis subulatus</i>	4h	3h	3h	4h	3h	4h																			3.5 ±0.5 h					Seguidora	
23	<i>Cranioleuca gutturata</i>	3h		4h	3h	3h	3h													4h	4h		4h	4h	4h	3.2 ±0.4 h				4h	Seguidora	
24	<i>Philydor erythrocerus</i>								3h	3h		3h	3h															3h				Seguidora
25	<i>Philydor erythropterus</i>		3h	3h	3h			3h	4h			2h	4h													3h		3.2 ±0.9 h				Seguidora
26	<i>Philydor pyrrhodes</i>	2h	3h			2h	2h		2h	3h			2h													2.2 ±0.5 h	2.3 ±0.5 h					Seguidora
27	<i>Sclerurus caudatus</i>	1h		2h		2h	2h					1h	1h	1h												1.7 ±0.5 h	1h					Seguidora
28	<i>Xyphorhynchus ocellatus</i>	8h	8h	7h	8h	7h	7h	7h	8h	8h	8h	7h	7h	8h	8h	8h	8h	7h	7h	7h	8h	8h	8h	7h	7h	7.5 ±0.5 h	7.5 ±0.5 h	7.5 ±0.5 h	7.3 ±0.5 h		Núcleo	
29	<i>Xyphorhynchus guttatus</i>	7h	8h	7h	8h	8h	8h														7h	7h	7h	7h	8h	8h	7.6 ±0.5 h			7.3 ±0.5 h		Núcleo
30	<i>Xiphorhynchus picus</i>		4h		4h	3h		3h	4h		3h	4h	3h													3.6 ±0.5 h	3.4 ±0.5 h					Seguidora
31	<i>Glyphorhynchus spirurus</i>	8h	7h	7h	8h	7h	8h	7h	7h	7h	8h	7h	8h	7h	7h	8h	7h	7h	7h	8h	8h	8h	8h	8h	8h	7.5 ±0.5 h	7.3 ±0.5 h	7.1 ±0.4 h	8h		Núcleo	
32	<i>Campylorhamphus trochilirostris</i>	3h	2h				3h	2h		3h	2h			3h	2h	3h	3h									2.6 ±0.5 h	2.3 ±0.5 h	2.7 ±0.5 h				Seguidora
33	<i>Dendrocincia fuliginosa</i>		3h	3h			2h																			2.6 ±0.5 h						Seguidora
34	<i>Sittasomus griseicapillus</i>					3h	3h	4h																		3.3 ±0.5 h						Seguidora
35	<i>Dendrexetastes rufi gula</i>	2h		3h	2h				2h	3h	4h	3h														2.3 ±0.5 h	3 ±0.8 h					Seguidora

Continuación Anexo 1.

[illegible]

Continuación Anexo 1.

[illegible]

* (S), 5 censos por salida. Cada censo corresponde a un día de observación. Los datos corresponden al tiempo promedio de permanencia de las especies en las cuatro bandadas mixtas, en cada censo.

Anexo 2. Análisis estadístico SIMPER de comparación de la composición de especies por bandada en 25 ha

Área sombreada: Especies presentes en una sola bandada						
Área sombreada: Especies frecuentes en todas las bandadas						
Presencia: 1 /Ausencia: 0						
Bandadas Mixtas						
Especies	Índice Contribución *	Porcentaje Contribución **	B 1 (M)	B 2 (N)	B 3 (O)	B 4 (L)
1 <i>Automolus melanopezus</i>	0.659	1.252	1	0	1	0
2 <i>Pygoptila stellaris</i>	0.659	2.505	0	1	0	1
3 <i>Myrmoborus myotherinus</i>	0.659	3.757	0	1	0	1
4 <i>Picumnus lafresnayi</i>	0.659	5.009	0	1	0	1
5 <i>Gymnopathys leucaspis</i>	0.659	6.262	0	1	0	1
6 <i>Myopagis gaimardii</i>	0.659	7.514	0	1	0	1
7 <i>Hypocnemis cantator</i>	0.659	9.767	0	1	0	1
8 <i>Celeus elegans</i>	0.659	10.02	0	1	0	1
9 <i>Trogon viridis</i>	0.657	11.27	1	0	0	1
10 <i>Pithys albifrons</i>	0.657	12.52	1	0	0	1
11 <i>Euphonia laniirostris</i>	0.657	13.77	1	0	0	1
12 <i>Myrmeciza fortis</i>	0.657	15.02	0	1	1	0
13 <i>Xyphorhynchus guttatus</i>	0.657	16.27	1	0	0	1
14 <i>Monasa morphoeus</i>	0.657	17.51	1	0	0	1
15 <i>Cranioleuca gutturata</i>	0.657	18.76	1	0	0	1
16 <i>Microrhopias quixensis</i>	0.657	20.01	1	0	0	1
17 <i>Trogon violaceus</i>	0.657	21.26	1	0	0	1
18 <i>Hylophilus ochraceiceps</i>	0.657	22.51	1	0	0	1
19 <i>Tyranneutes stolzmanni</i>	0.649	23.74	1	1	0	0
20 <i>Lepidothrix coronata</i>	0.649	24.98	1	1	0	0
21 <i>Galbula albirostris</i>	0.649	26.21	1	1	0	0
22 <i>Dendrexetastes rufigula</i>	0.649	27.44	1	1	0	0
23 <i>Cercomacra serva</i>	0.649	28.68	1	1	0	0
24 <i>Sclerurus caudacutus</i>	0.649	29.91	1	1	0	0
25 <i>Hypocnemis hypoxantha</i>	0.649	31.14	0	0	1	1
26 <i>Pipra erythrocephala</i>	0.649	32.38	1	1	0	0
27 <i>Automolus rufipileatus</i>	0.649	33.61	1	1	0	0
28 <i>Philydor pyrrhodes</i>	0.649	34.84	1	1	0	0
29 <i>Philydor erythropterus</i>	0.649	36.08	1	1	0	0
30 <i>Myrmotherula fjeldsaai</i>	0.649	37.31	1	1	0	0
31 <i>Microcerculus mariginatus</i>	0.551	38.36	1	1	0	1

Continuación Anexo 2.

32	<i>Myrmoborus myotherinus</i>	0.551	39.4	1	1	0	1
33	<i>Xyphorhynchus ocellatus</i>	0.551	40.45	1	1	0	1
34	<i>Thryothorus leucotis</i>	0.551	41.5	0	0	1	0
35	<i>Frederickena unduligera</i>	0.551	42.54	0	0	1	0
36	<i>Donacobius atricapilla</i>	0.551	43.59	0	0	1	0
37	<i>Euphonia xanthogaster</i>	0.551	44.64	1	1	0	1
38	<i>Thryothorus coraya</i>	0.551	45.68	0	0	1	0
39	<i>Xenops minutus</i>	0.551	46.73	1	1	0	1
40	<i>Sclateria naevia</i>	0.551	47.78	0	0	1	0
41	<i>Euphonia rufiventris</i>	0.551	48.83	1	1	0	1
42	<i>Euphonia minuta</i>	0.551	49.87	1	1	0	1
43	<i>Myrmotherula multostriata</i>	0.551	50.92	0	0	1	0
44	<i>Lepidocolaptes albolineatus</i>	0.494	51.97	0	0	1	0
45	<i>Xiphorhynchus picus</i>	0.494	53.01	0	0	1	0
46	<i>Automolus infuscatus</i>	0.494	53.95	1	1	1	0
47	<i>Ancistrops strigilatus</i>	0.494	54.89	1	1	1	0
48	<i>Thamnophilus aethiops</i>	0.494	55.83	1	1	1	0
49	<i>Turdus albicollis</i>	0.494	56.77	0	0	0	1
50	<i>Myrmotherula ignota</i>	0.494	57.71	1	1	1	0
51	<i>Megastictus margaritatus</i>	0.494	58.65	0	0	0	1
52	<i>Hemithraupis flavicollis</i>	0.494	59.59	0	0	0	1
53	<i>Dixiphia pipra</i>	0.494	60.53	1	1	1	0
54	<i>Campylorhamphus trochilirostris</i>	0.494	61.47	1	1	1	0
55	<i>Myrmotherula brachyura</i>	0.494	62.41	1	1	1	0
56	<i>Lanio fulvus</i>	0.494	63.35	0	0	0	1
57	<i>Habia rubica</i>	0.494	64.29	0	0	0	1
58	<i>Cyanerpes caeruleus</i>	0.494	65.23	0	0	0	1
59	<i>Tachyphonus surinamus</i>	0.494	66.17	0	0	0	1
60	<i>Tangara schrankii</i>	0.494	67.11	0	0	0	1
61	<i>Piaya melanogaster</i>	0.494	68.05	0	0	0	1
62	<i>Herpsilochmus dugandi</i>	0.494	68.99	0	0	0	1
63	<i>Platypsaris minor</i>	0.494	69.93	0	0	0	1
64	<i>Microbates cinereiventris</i>	0.494	70.87	0	0	0	1
65	<i>Hylophylax poecilinota</i>	0.494	71.81	1	1	1	0
66	<i>Jacamerops aureus</i>	0.494	72.75	0	0	0	1

Continuación Anexo 2.

67	<i>Capito auratus</i>	0.494	73.69	1	1	1	0
68	<i>Myiobius barbatus</i>	0.494	74.63	0	0	0	1
69	<i>Philydor erythrocercus</i>	0.464	75.51	0	1	0	0
70	<i>Chelidoptera tenebrosa</i>	0.464	76.4	0	0	0	1
71	<i>Hylophylax naevia</i>	0.464	77.28	0	1	0	0
72	<i>Dendrocolaptes certhia</i>	0.464	78.16	0	1	0	0
73	<i>Xiphocolaptes promeropirhynchus</i>	0.464	79.04	0	1	0	0
74	<i>Myrmotherula sunensis</i>	0.464	79.93	0	1	0	0
75	<i>Tolmomyias assimilis</i>	0.464	80.81	0	1	0	0
76	<i>Attila spadiceus</i>	0.464	81.69	0	1	0	0
77	<i>Eubucco richardsonii</i>	0.464	82.58	0	1	0	0
78	<i>Nonnula brunea</i>	0.464	83.46	0	1	0	0
79	<i>Monasa flavirostris</i>	0.464	84.34	0	1	0	0
80	<i>Monasa migrifrons</i>	0.464	85.22	0	1	0	0
81	<i>Thamnophilus murinus</i>	0.464	86.11	1	0	1	1
82	<i>Mionectes oleagineus</i>	0.464	86.99	0	1	0	0
83	<i>Rhamphocaenus melanurus</i>	0.464	87.87	1	0	1	1
84	<i>Rhegmatorhina melanosticta</i>	0.464	88.76	0	1	0	0
85	<i>Phegopsis nigromaculata</i>	0.464	89.01	0	1	0	0
86	<i>Hyloctistes subulatus</i>	0.455	89.62	1	0	0	0
87	<i>Myrmotherula ornata</i>	0.455	90.49	1	0	0	0
88	<i>Myrmotherula obscura</i>	0.455	91.35	1	0	0	0
89	<i>Sittasomus griseicapillus</i>	0.455	92.22	1	0	0	0
90	<i>Phlegopsis erythroptera</i>	0.455	93.08	1	0	0	0
91	<i>Dendrocincla fuliginosa</i>	0.455	93.95	1	0	0	0
92	<i>Cymbilaimus lineatus</i>	0.455	94.81	1	0	0	0
93	<i>Saltator maximus</i>	0.455	95.68	1	0	0	0
94	<i>Cyanocompsa cyanooides</i>	0.455	96.54	1	0	0	0
95	<i>Taraba major</i>	0.455	97.41	1	0	0	0
96	<i>Myrmotherula erythrura</i>	0.455	98.27	1	0	0	0
97	<i>Trogon curucui</i>	0.455	99.14	1	0	0	0
98	<i>Terenura spodioptila</i>	0.455	100	1	0	0	0
99	<i>Automolus ochrolaemus</i>	0	100	1	1	1	1
100	<i>Myrmotherula menetriesii</i>	0	100	1	1	1	1
101	<i>Myrmotherula longipennis</i>	0	100	1	1	1	1
102	<i>Glyphorynchus spirurus</i>	0	100	1	1	1	1
103	<i>Henicorhina leucosticta</i>	0	100	1	1	1	1

Continuación Anexo 2.

104	<i>Cercomacra cinerascens</i>	0	100	1	1	1	1
105	<i>Myrmotherula hauxwelli</i>	0	100	1	1	1	1
106	<i>Myrmotherula axillaris</i>	0	100	1	1	1	1
107	<i>Thamnophilus schistaceus</i>	0	100	1	1	1	1
108	<i>Thamnomanes ardesiacus</i>	0	100	1	1	1	1
109	<i>Thamnomanes caesius</i>	0	100	1	1	1	1
Total de especies únicas en cada bandada mixta				13	14	8	15
Total de especies frecuentes en cada bandada mixta				11	11	11	11

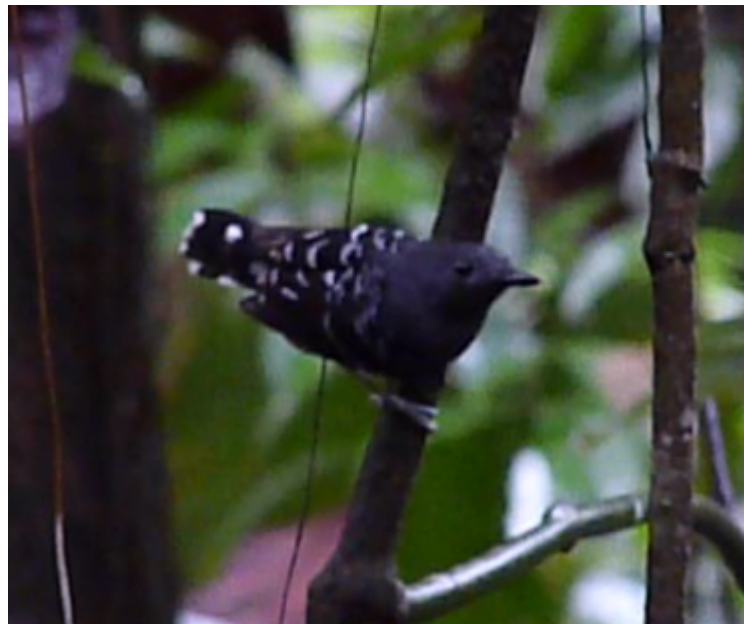
* Índice de contribución 0: especie presente en todas las bandadas, > 0: especie presente en una o algunas bandadas

* *Porcentaje de contribución 100 %: especie presente en todas las bandadas, < 100 %: especie presente sólo en una o algunas bandadas

Anexo 3. Especie Seguidora de bandadas mixtas de sotobosque, *Pygiptila stellaris*, (♂).



Anexo 4. Especie Seguidora de bandadas mixtas de sotobosque, *Hylophylax poecilinota* (♂).



Anexo 5. Especie Seguidora de bandadas mixtas de sotobosque, *Hylophylax poecilinota* (♀).



Anexo 6. Especie Seguidora de bandadas mixtas de sotobosque, *Myrmoborus myotherinus* (♂).



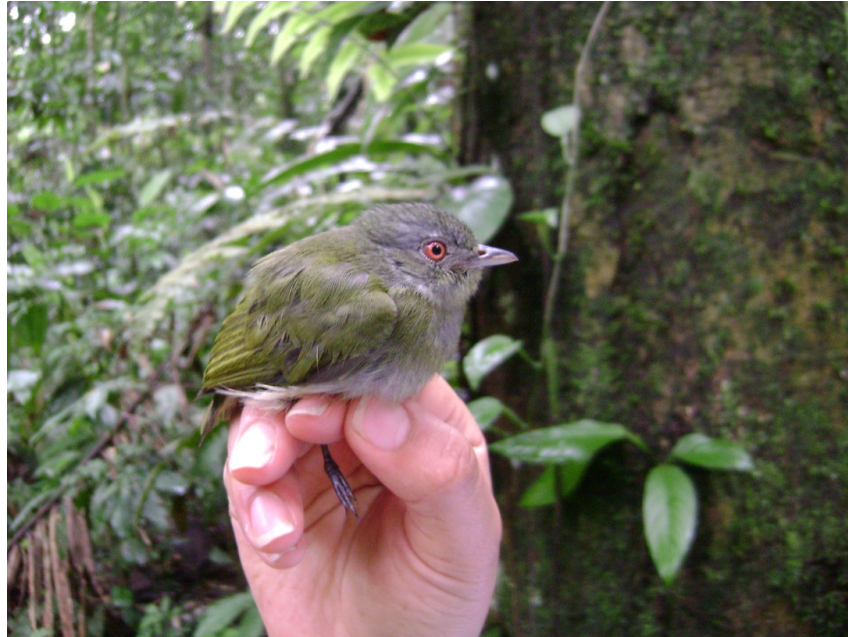
Anexo 7. Especie Seguidora de bandadas mixtas de sotobosque, *Myrmoborus myotherinus* (♀).



Anexo 8. Especie Ocasional de bandadas mixtas de sotobosque, *Dixiphia pipra* (♂).
(Foto: H.Cadena)



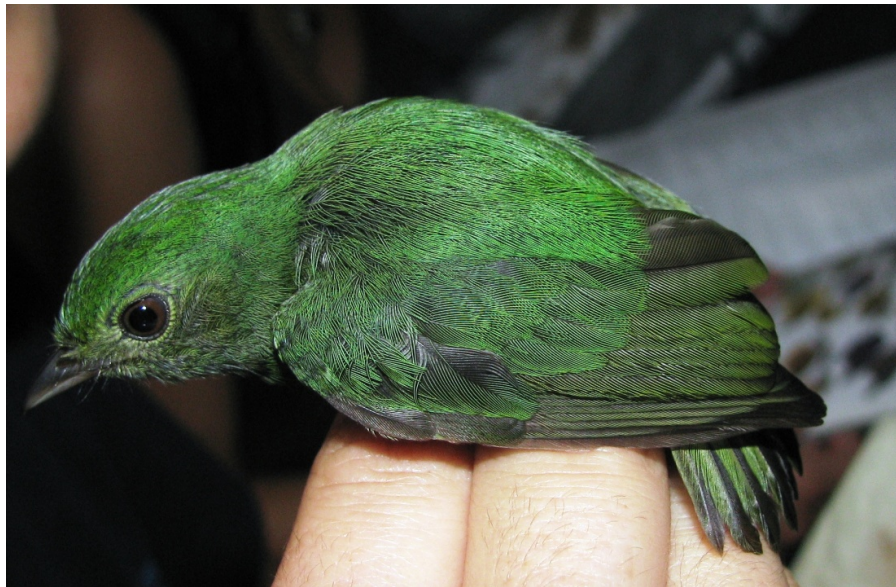
Anexo 9. Especie Ocasional de bandadas mixtas de sotobosque, *Dixiphia pipra* (♀).



Anexo 10. Especie Ocasional de bandadas mixtas de sotobosque, *Lepidothrix coronata* (♂). (Foto:H.Cadena)



Anexo 11. Especie Ocasional de bandadas mixtas de sotobosque, *Lepidothrix coronata* (♀). (Foto: H.Cadena)



Anexo 12. VALORES Y PORCENTAJES DE CADA COMPONENTE PRINCIPAL DEL PCA PARA DIFERENCIAR LOS CANTOS DE *Thamnomanes ardesiacus*

Ejes	Eigenvalues	% de variación	% de variación acumulada
1*	2,83893	70,973	70,973
2	0,995205	24,88	95,853
3	0,103085	2,5771	27,457
4	0,0627844	1,5696	4,146

* El componente principal 1 representa el más alto porcentaje de correlación entre los cantos y las variables : Frecuencia mínima, Frecuencia Fundamental, Duración del canto, número de Notas

Anexo 13: ESTADÍSTICOS DESCRIPTIVOS, ANOVA DE UN FACTOR DEL NÚMERO DE NOTAS POR LOS TIPOS DE CANTOS DE *Thamnomanes ardesiacus*

Descriptivos

Número de Notas								
	N	Media	Desviación típica	Error típico	Intervalo de confianza para la media al 95%		Mínimo	Máximo
					Límite inferior	Límite superior		
Formación y ensamblaje	221	6,97	3,63	0,244	6,49	7,45	1	17
Cohesión	147	5,57	2,628	0,217	5,14	6	1	11
Alarma	68	6,78	3,411	0,414	5,95	7,61	1	14
Forrajeo 1	65	1	0	0	1	1	1	1
Forrajeo 2	70	1,5	0,504	0,06	1,38	1,62	1	2
Forrajeo 3	27	2	0,832	0,16	1,67	2,33	1	3
Total	598	5,09	3,655	0,149	4,8	5,38	1	17

ANOVA

Número de Notas

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	3255,154	5	651,031	81,621	,000
Intra-grupos	4721,969	592	7,976		
Total	7977,124	597			

Número de Notas

HSD de Tukey^{a,b}

Tipo de Canto	N	Subconjunto para alfa = 0.05	
		1	2
Forrajeo 1	65	1,00	
Forrajeo 2	70	1,50	
Forrajeo 3	27	2,00	
Cohesión	147		5,57
Alarma	68		6,78
Formación y ensamblaje	221		6,97
Sig.		,336	,057

Se muestran las medias para los grupos en los subconjuntos homogéneos.

a. Usa el tamaño muestral de la media armónica = 64,696.

b. Los tamaños de los grupos no son iguales. Se utilizará la media armónica de los tamaños de los grupos. Los niveles de error de tipo I no están garantizados.

Anexo 14. Nido de *Myrmotherula erythrura*, especie núcleo de bandadas mixtas de sotobosque, encontrado en la línea D'750 en una zona de bosque de varzea, zona de bosque que se inunda temporalmente. (Foto: H. Cadena).



Anexo 15. Nido de *Myrmotherula erythrura*, está formado de restos de hojas y pedazos de ramas entrelazados, mide 5-6 cm de diámetro y más delgado hacia arriba, 6cm de largo, poco profundo, de forma redondeada. Muy bien camuflado con hojas secas en la apertura del nido. (Foto: H.Cadena).



Anexo 16. Hembra de *Myrmotherula erythrura*, empollando. (Foto: H. Cadena).



Anexo 17. Macho de *Myrmotherula erythrura*, mirando en dirección del nido, con un díptero en el pico. (Foto: H.Cadena).



Anexo 18. Macho de *Myrmotherula erythrura*, alimentando a la hembra que está empollando en el nido. (Foto: H.Cadena).



Anexo 19. El ardilla (*Microsciurus flaviventer*), se la ha observado frecuentemente en los sitios de forrajeo de bandadas mixtas de sotobosque.

